

II

LA CYTODIÉRÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES

PAR

J. B. CARNOY

PROFESSEUR DE CYTOLOGIE A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE
DE LOUVAIN.

(Mémoire déposé le 1 avril 1885.)

LA CYTODIÉRÈSE

CHEZ LES ARTHROPODES

Le groupe des arthropodes est fort remarquable au point de vue cytologique.

- Des cellules immenses, d'une beauté ravissante et d'une incomparable perfection, jeunes et sans enclaves; des noyaux gigantesques, parfois visibles à l'œil nu, d'une constitution sans rivale; des membranes cellulaires qui ne le cèdent en rien aux membranes végétales, et tout cela dans presque tous les genres de cellules : en voilà plus qu'il n'en faut déjà pour fixer l'attention du cytologiste et exciter son admiration..... Les arthropodes suffisent à eux-seuls pour écrire l'anatomie cellulaire (1). "

Néanmoins cette mine inépuisable a été peu explorée jusqu'ici (2).

Il est surtout un point de l'histoire cellulaire des articulés qui a été laissé dans l'ombre par les savants : nous voulons parler de la *cytodiérèse*.

Ce phénomène biologique important a été l'objet des travaux récents d'un grand nombre d'observateurs. Les groupes les plus divers d'animaux et de végétaux, parmi lesquels figurent en première ligne les batraciens et les monocotylés, ont été soumis à une exploration minutieuse et soigneusement contrôlée; mais l'immense embranchement des arthropodes n'a pas été fouillé comme il le mérite, car personne jusqu'ici n'a fait une étude générale et comparative des phénomènes de la cytodiérèse de ces animaux. A part en effet quelques recherches particulières, ou quelques indications sommaires qui seront mentionnées tout-à-l'heure, la littérature scientifique ne possède rien sur cette question intéressante.

C'est pour combler cette lacune que nous avons entrepris, il y a trois ans, plusieurs séries de recherches sur la division cellulaire dans les diverses classes des articulés. Nous publions aujourd'hui les principaux résultats auxquels cette étude pénible et laborieuse nous a conduit. Le lecteur verra sans peine que nous sommes loin d'avoir épuisé un si vaste sujet.

(1) J. B. CARNOY. *La Biologie cellulaire*, 1^{er} fasc. Lierre, Van In, mai 1884, p. 99.

(2) LEYDIG a étudié au point de vue cellulaire divers tissus des arthropodes dans son *Histologie*, et spécialement dans sa dernière publication : *Untersuch. 7. Anat. und Hist. d. Thiere*, 1883.

DIVISION DE CE TRAVAIL.

Parmi les nombreuses conclusions qui se dégagent tous les jours davantage des travaux modernes sur la cytodierèse des deux règnes, il en est une qui peut se formuler de la manière suivante : la division cellulaire, envisagée d'une manière très générale, peut se pratiquer suivant deux procédés, par voie *directe* et par voie *indirecte*.

Cette distinction, due à FLEMMING, repose principalement sur la nature des phénomènes qui se passent au sein du noyau pendant la division. Dans le premier mode, le plus élémentaire, le noyau se partage à l'aide d'un simple étranglement; dans le second il devient le siège d'une série de mouvements singuliers et fort compliqués que l'on a coutume de résumer, depuis SCHLEICHER⁽¹⁾, sous le nom de *caryocinèse*, et qui y déterminent l'apparition successive de diverses images ou *figures caryocinétiques*.

Malgré les rapports intimes qui existent entre ces deux modes, comme le lecteur pourra le voir à la fin de ce mémoire, nous avons jugé utile de maintenir provisoirement leur distinction pour faciliter l'exposition des faits.

Après avoir esquissé sommairement la constitution des cellules des arthropodes à l'état quiescent, nous parlerons dans une *Première Partie* de leur *division directe*, et dans une *Seconde Partie* de leur *division indirecte*. En terminant, nous tirerons quelques conclusions basées sur l'étude des faits. Nous insisterons spécialement sur deux points :

a) La ressemblance frappante de certaines figures caryocinétiques des arthropodes avec celles des infusoires et des protistes en général;

b) Les analogies et les différences qui existent entre les deux modes de division : la division directe ou *acinétique* et la division indirecte ou *cinétique*.

(1) W. SCHLEICHER, dans son travail sur la division des cellules cartilagineuses; Archiv f. mik. Anat., tome XVI, p. 248, 1879. Ce mot remplace avantageusement celui de *caryolyse*, créé par AUERBACH en 1874 (*Organologische Studien*), et qui implique une idée fausse, celle de la dissolution et de la disparition totale du noyau pendant la division.

INTRODUCTION

I. CONSTITUTION DE LA CELLULE DES ARTHROPODES A L'ÉTAT QUIESCENT.

Pour initier le lecteur à l'interprétation des phénomènes qui se déroulent pendant la cytodierèse, les auteurs sont amenés forcément à parler de la cellule et du noyau à l'état quiescent, car cette interprétation doit découler naturellement de la constitution présumée de l'élément organique. Nous avons exposé nos vues à ce sujet dans un ouvrage récent, assez répandu pour que nous puissions nous contenter de consigner ici les données indispensables à l'intelligence de ce mémoire (1).

Les divers éléments de la cellule : la *membrane*, le *protoplasme* et le *noyau*, sont doués de structure, c'est-à-dire formés de parties distinctes et réunis ou agencés d'une façon déterminée.

1° *Le protoplasme est structuré.*

On y rencontre en effet un *reticulum* fibrillaire dont les mailles sont occupées par un *enchylème* granuleux (2). Cette structure se révèle avec un cachet particulier d'évidence chez les arthropodes. Nous figurons ici PL. I, FIG. 3, 7, 8 et 9; PL. II, FIG. 51 et 52; PL. III, FIG. 82 et 83; PL. VI et VIII de nombreux exemples de cette constitution fondamentale. On a souvent agité la question de savoir si la structure fibrillaire dont nous parlons, structure remarquée ça et là depuis REMAK (3), était due à la présence de fibrilles séparées, irrégulièrement distribuées dans le protoplasme, ou bien à la présence d'un réseau véritable. FLEMMING n'ose se prononcer dans le débat (4). L'étude attentive des arthropodes ne laisse aucun doute dans l'esprit de l'observateur. Nous avons rendu aussi exactement que possible le *reticulum vivant* des cellules malpighiennes de l'*Aphrophora spumaria* dans la FIG. 7, PL. I; il ne peut y être question de fibrilles séparées. On voit nettement que toutes les trabécules se tiennent aux angles des mailles, surtout en imprimant divers mouvements au tube du microscope à l'aide

(1) La *Biologie cellulaire*. L'édition en est presque épuisée.

(2) Nous nous sommes servi pour la première fois de ces expressions dans le *Prospectus de la Biologie*, édité en avril 1883.

(3) REMAK. *Neurolog, Erläuterungen*, Taf. XII, fig. 9, p. 469; Müller's Archiv, 1844.

(4) FLEMMING. *Zellsubst., Kern und Zelltheil.*; Ch. II, p. 58 et suiv., où il résume et discute les opinions des auteurs.

de la vis micrométrique. Les cellules intestinales et testiculaires des cloportes PL. I, FIG. 2 et 3 (1), des ligies; celles des panorpes PL. III, FIG. 82-85, des lithobies et des pagures PL. VI, des scolopendres PL. VIII, sont aussi remarquables par la puissance et la régularité de leur *reticulum*.

Nous avons déjà fait remarquer ailleurs (2) un détail qui intéresse plus spécialement le sujet que nous allons traiter : au moment de la division le *reticulum* s'accroît davantage au sein du protoplasme, et les asters des figures caryocinétiques n'en sont qu'une simple dépendance PL. III, FIG. 83 à 85; PL. VI, FIG. 228 à 231, 238 à 241 et PL. VIII.

Ce réseau est formé de substances protéiques plus résistantes que les albuminoïdes ordinaires, et appartenant au groupe de la plastine ou de l'élastine (3). Nous considérons le réseau plastinien comme le siège des mouvements physiques de la cellule, et l'enchylème comme le milieu plus spécialement approprié aux réactions chimiques (4). Plusieurs faits démontrent en effet que c'est l'élément plastinien de la cellule qui est doué d'irritabilité et de contractilité et qui, par conséquent, préside aux mouvements : tels sont les phénomènes de motilité présentés par le *reticulum* musculaire, les cils, la queue des spermatozoïdes, etc., qui ne sont que des dépendances ou des modifications légères du *reticulum* ordinaire (5), et qui sont formées comme lui de plastine ou d'élastine (6).

2° La membrane est également structurée.

La masse protoplasmatique est limitée à l'extérieur par une couche membraneuse, l'utricule primordiale de H. von MOHL. Cette couche dérive du protoplasme par une simple différenciation; elle se rattache conséquemment d'une manière insensible aux trabécules de ce dernier, et elle est douée comme lui d'une structure réticulée, structure qui est apparente sur un très grand nombre d'enveloppes cellulaires (7). La membrane primitive est close de toutes parts; elle ne porte donc ni pores ni ponctuations véritables (8).

(1) *Biologie cellulaire*, p. 196, fig. 41.

(2) *Ibid.*, p. 192, fig. 36.

(3) *Ibid.*, p. 196.

(4) *Ibid.*, p. 196.

(5) *Ibid.*, p. 192, fig. 38. — GILSON, plus haut p. 51, PL. I, fig. 10 à 13.

(6) ZACHARIAS. *Bot. Zeit.*, 1881.

(7) *Biologie cellulaire*, p. 190 et 199; fig. 34, 45 et suiv.

(8) Aussi est-ce mal à propos, selon nous, que STRASBURGER (*Die Contr. d. indir. Kernth.*; *Archiv f. mik. Anat.*, 1884, p. 248), et LEYDIG (*Untersuch. z. Anat. u. Hist. d. Thiere*, 1883, p. 75) se servent des mots *poros* et *durchlochert* au sujet de cette membrane. Ces expressions sont impropres, à moins qu'on ne veuille désigner par *poros* les mailles du *reticulum* constitutionnel de la membrane; mais alors ce mot aurait un tout autre sens que celui qu'on lui donne en botanique. D'ailleurs les mailles ne nous paraissent pas ouvertes, mais fermées soit par l'épaississement des fils du *reticulum*, soit par la solidification de l'enchylème.

La structure réticulée de la membrane primordiale, d'abord si délicate, se maintient souvent pendant sa transformation en membrane distincte et présentant un double contour. Ce fait se remarque facilement sur un grand nombre de cellules épithéliales chez les arthropodes⁽¹⁾. On le constate également sur certaines cellules testiculaires, celles des panorpes, par exemple, PL. III, FIG. 82. La membrane, mise à découvert aux deux pôles par le retrait accidentel du protoplasme, s'y montre finement réticulée, et émaillée de granules brillants, situés aux points de jonction des trabécules; comme cela se voit fréquemment sur la cuticule des infusoires et beaucoup d'autres membranes cellulaires.

Il n'est pas rare du reste que la membrane primitive s'épaississe par l'adjonction constante de nouvelles couches de mailles internes. Ces couches se différencient successivement en prenant parfois des caractères particuliers⁽²⁾ qui les font distinguer sous la forme de lamelles concentriques. Tantôt ces lamelles s'isolent les unes des autres en perdant leurs adhérences originelles; tantôt elles demeurent unies par leurs trabécules radiales. Malgré son épaisseur, l'ensemble parfois considérable qu'elle constitue peut rester en liaison avec le protoplasme sous-jacent, tout aussi bien que la plus mince des membranes réputées à simple contour⁽³⁾. Toutes ces particularités se rencontrent communément chez les arthropodes.

Mais nous ne devons nous occuper spécialement que des cellules testiculaires dont il sera surtout question dans ce mémoire.

Ces cellules possèdent une membrane à double contour. Déjà visible sur certaines cellules vivantes et au repos, comme chez les panorpes et les lithobies PL. III, FIG. 82-86 et PL. VI, elle le devient surtout pendant la cytodièrese, car alors elle se dégage à certaines endroits du protoplasme intérieur. Nous avons remarqué en effet qu'il se fait à ce moment dans les cellules une irruption d'eau qui s'y accumule sous la forme de vacuoles, souvent volumineuses, et refoule la masse plasmatique vers les deux pôles. La portion intermédiaire présente alors ça et là de grands espaces vides de protoplasme, ou s'en montre même tout à fait dépourvue. Ce phénomène

(1) Nous l'avons représenté sur les cellules intestinales du cloporte. *Biolog. cellul.* p. 190, fig. 33.

(2) Par exemple, un *reticulum* tout-à-fait différent d'une couche à l'autre; voir *Biologie*, p. 191, fig. 34.

(3) La fig. 45 de notre *Biologie*, qui représente une cuticule épaisse de libellule, établit ce fait. On y voit non seulement que toutes les couches se tiennent, mais qu'elles font corps commun avec le protoplasme de l'épithélium sous-jacent. Les faits de ce genre, et ils sont nombreux, prouvent à l'évidence que s'il fallait, comme le prétendent beaucoup d'auteurs, réserver le nom de membrane pour les *couches distinctes et indépendantes du protoplasme*, on arriverait à cette conséquence absurde qu'on ne peut plus même l'appliquer aux coques les plus solides, telle que la cuticule ou le squelette externe des arthropodes, etc. Ce mot deviendrait d'ailleurs sans signification, puisque primitivement toutes les membranes ordinaires tiennent au protoplasme dont elles dérivent (*Biologie*, p. 200).

est général chez les arthropodes. Les contours de la membrane, ainsi mise à nu, se dessinent alors avec une netteté remarquable, PL. II, FIG. 33 et 45; PL. III, FIG. 74, 75, 86, 109 et 112; PL. IV, FIG. 123, 148, 150 et 154, et PL. V, FIG. 176, 184, 194 et 196, pour ne citer que les exemples les plus frappants. Rien de plus aisé que la constatation de l'existence de cette enveloppe distincte sur les cellules vivantes, au moment où le scalpel les fait sortir du tube testiculaire avec le liquide qui leur sert de milieu naturel. Le doute n'est donc pas possible, et les objections que l'on pourrait formuler concernant son apparition sous l'influence des réactifs sont écartées.

Ces faits nous ont paru d'autant plus intéressants que, depuis M. SCHULTZE, on s'est plu à nier jusqu'à la possibilité de l'existence d'une pareille membrane dans les cellules douées de mouvements amiboïdiens. Or, on le sait depuis longtemps⁽¹⁾, les cellules testiculaires présentent ces mouvements à un haut degré. On les remarque sans peine chez tous les arthropodes, surtout dans un sérum artificiel, car ils sont alors beaucoup plus actifs. Nous reviendrons plus tard sur ce sujet. Pour le moment nous devons nous contenter de mentionner ce fait que des cellules à membranes solides et épaisses, comme celles des panorpes et des myriapodes, sont animées de mouvements amiboïdes dont l'étendue et la vivacité étonnent l'observateur. Ainsi tombe l'argument favori, tant de fois invoqué, des adversaires de l'existence d'une membrane solide et distincte dans les cellules animales jeunes et actives. Il faudra en revenir sur ce point, à part quelques modifications, aux idées de MOHL et de REICHERT⁽²⁾. La membrane existe donc, sa présence n'est que voilée par les granules du protoplasme, blottis sur sa face interne. Inutile d'ajouter que l'emploi des réactifs appropriés l'accentuent davantage⁽³⁾.

L'enveloppe vivante que nous venons de signaler n'est pas rigide; elle est au contraire douée d'extensibilité et d'élasticité. La présence des mouvements amiboïdiens suffirait déjà pour prouver cette assertion, mais on peut en obtenir la preuve directe en dissociant sous le microscope un tissu dont les cellules se tiennent, par exemple un lobule graisseux. Les cellules se laissent étirer outre mesure sous l'action des aiguilles,

(1) DE LA VALETTE St-GEORGE, Archiv f. mik. Anat. 1865, p. 68, Pl. III, n'a observé les mouvements amiboïdiens que dans un seul arthropode, l'*Asellus aquaticus*, fig. 9.

(2) REICHERT, Müller's Archiv, 1841, p. 523, à propos de la segmentation de l'œuf des batraciens, et dans plusieurs autres publications.

(3) Il y a longtemps que nous montrons à notre laboratoire la membrane des amibes en expansion, en les traitant par l'alcool ou un réactif coagulant qui ramène le protoplasme au centre de la cellule. La membrane, maintenue en place, se voit alors sous la forme d'une cuticule assez épaisse et à double contour, dont les prolongements épineux entourent les pseudopodes.

mais au moment où la traction cesse, elles reviennent subitement à leur position et à leur forme premières. Pour les maintenir séparées, il est nécessaire d'opérer à sec sur la lame de verre, afin que leur adhésion à cette dernière neutralise l'élasticité des membranes cellulaires; au sein d'un liquide une pareille dissociation est impossible sans léser les éléments.

Les propriétés physiques de la membrane animale découlent en grande partie de sa constitution chimique. On sait depuis MOHL et REICHERT (l. c.) que cette membrane offre une grande résistance aux réactifs les plus énergiques, les bases et les acides concentrés. Elle se maintient pendant la macération, la digestion artificielle; elle résiste à l'action des dissolvants des albuminoïdes ordinaires. DONDERS avait donc raison de proclamer, déjà en 1851 (1), que les membranes de toutes les cellules animales sont originairement formées de substance élastique ou d'élastine (2). A notre avis, il n'est point douteux qu'il en soit ainsi chez les arthropodes.

3° *Le noyau lui-même est structuré* (3).

- Nous croyons pouvoir résumer les données que nous possédons sur le noyau, à l'état de repos, dans les termes suivants : *Le noyau est une manière de cellule logeant un petit boyau ou filament tortillé de nucléine,*

(1) DONDERS; Ned. Lancet, 3^e série, 1^{re} année 1851-52, p. 1 à 24 et p. 65 à 90. — Aussi dans Zeitsch., f. wiss. Zoologie. — (Voir surtout 3^e conclusion.) DONDERS appelle la substance constitutive des membranes, *cellulose animale*; ce n'est que plus tard qu'on lui a donné le nom d'élastine ou de substance élastique.

(2) L'élastine appartient à ce groupe de substances que nous désignerons souvent sous le nom de *substances protéiques réfractaires*, pour les distinguer des albuminoïdes typiques : vitelline, myosine, albumine etc. Ces corps sont, à n'en pouvoir douter, des dérivés plus ou moins immédiats des albuminoïdes véritables. A ne considérer que les arthropodes — et même à parler d'une manière générale — on peut les classer en trois groupes, suivant leur degré de résistance vis-à-vis des réactifs : a) les *plastines*; b) les *élastines* qui comprennent la kératine (identique, à part un mélange de soufre, avec l'élastine, d'après HOPPE-SEYLER, *Physiol. Chemie*), la névrokératine de KÜHNE et EWALD (*Ueber ein. neu. Bestandtheil d. Nervensyst.*; Verhandl. d. nat. med. Vereins zu Heidelberg, 1876, tome 1, p. 457); c) la *chitine*. Il importe peu au cytologiste de savoir si ces corps représentent autant d'espèces chimiques — du reste les chimistes eux-mêmes l'ignorent, — ou s'ils ne sont que des mélanges. Il est probable que ce ne sont que des mélanges de substances analogues. Nous ne voudrions même pas affirmer que les plastines diffèrent chimiquement des élastines. On peut très bien admettre que la moindre résistance des éléments qui en sont formés : réticulum plasmatique, membranes très jeunes, etc., provient de ce qu'ils ne renferment que très peu d'élastine. Le fait est que dans les cellules qui ont vieilli les propriétés du réticulum ressemblent beaucoup plus à celles de l'élastine. La même particularité se présente pour la membrane cellulaire. Les choses se passent comme si l'élastine y augmentait avec l'âge aux dépens des albuminoïdes qui y seraient encore contenus à l'origine. Dans bien des cas, chez les arthropodes, les composés des deux premiers groupes se transforment en chitine, la plus solide et la plus difficilement attaquable de toutes les substances qui entrent dans la composition de leurs membranes. En résumé, plus ils s'éloignent de leur souche primitive, plus ces dérivés deviennent réfractaires.

(3) Toutes les questions qui concernent la constitution du noyau ont été traitées dans notre « *Biologie* », avec de nombreuses figures à l'appui de nos assertions, tirées surtout du groupe des arthropodes. C'est pour cette partie spécialement que nous renvoyons le lecteur à notre ouvrage, p. 211 à 258.

« jouissant d'une certaine autonomie, mais ne pouvant vivre qu'à l'intérieur
 « du protoplasme, et doué en outre d'une structure particulière. On peut
 « en effet y distinguer trois parties également organisées : une *membrane*,
 « une *portion protoplasmatique* et un *élément nucléinien* (1) »

A. *Élément nucléinien.*

La forme typique qu'affecte cet élément, surtout chez les arthropodes, est celle d'un boyau ou d'un filament continu et pelotonné (2) dont les circonvolutions, plus ou moins nombreuses, sont répandues dans tout le noyau (3). Toujours libres au début, ces anses se soudent peut-être ultérieurement, dans certains cas et pour un temps, aux endroits où elles se croisent, avec ou sans épaississement marqué. Tantôt les circonvolutions sont jetées les unes sur les autres, sans ordre apparent PL. V, FIG. 196 et 197; tantôt au contraire elles courent parallèlement en venant se croiser aux deux pôles opposés du noyau. Cette distribution régulière est particulièrement remarquable dans les cellules testiculaires des arachnides PL. V, FIG. 165, a et 166; elle se marque aussi parfois chez d'autres arthropodes, chez les vers etc., mais avec moins de netteté.

Lorsque de semblables noyaux sont vus par un pôle leur aspect change totalement. On aperçoit alors le sommet des portions parallèles et leur inflexion vers l'intérieur du noyau; il arrive même assez souvent que les retours se font au centre de ce dernier, en prenant une disposition rayonnante qui est parfois d'une grande régularité PL. V, FIG. 165 b, 198 a. En abaissant le tube du microscope, pour mettre au point leur plan équatorial, leur aspect se modifie de nouveau; on ne voit plus que la section transverse des filaments parallèles, comme dans la FIG. 171, PL. V. Dans ces

(1) *Biologie cellulaire*, pp. 202 et 211.

(2) STRASBURGER, qui admettait l'existence de ce boyau continu en 1883, semble plutôt partisan aujourd'hui du *reticulum chromatique* de FLEMMING. (*Die Controversen*, etc., p. 249) GUIGNARD, dans une note récente (*Nouv. obs. sur la struct. et la div. du noyau cellulaire*. Bull. Soc. bot. de Lyon, 1884) maintient au contraire l'opinion qu'il avait émise, à la suite de STRASBURGER, un an auparavant dans les Ann. des Sc. natur., 6^e Sér. Tom. XVII. 1884, p. 5.

(3) A ce propos nous devons rectifier une assertion récente de R. HERTWIG. Dans son travail sur la division des noyaux de l'*Actinospharium Eichhorni* (*Untersuch. z. Morph. und Phys. d. Zelle*, Heft. I, p. 27, 1884), ce savant parle accidentellement des noyaux des insectes. A ses yeux, ces noyaux seraient comparables à ceux de l'*Actinospharium*, la nucléine y étant ramassée en un nucléole central et amorphe. Que le boyau soit pelotonné au centre du noyau, comme dans les grégaires et peut-être dans l'*Actinospharium*, cela ne se voit que ça et là chez les insectes (voir *Biologie*, fig. 40, p. 195; voir aussi plus loin PL. VII, fig. 287, et 289); il est bien plus rare encore d'y rencontrer la nucléine en masses amorphes (voir Pl. I, fig. 7, et Pl. III, fig. 82 de ce mémoire). Ce qui nous paraît certain, c'est que dans tous les tissus des arthropodes les noyaux présentent normalement la forme typique que nous décrivons ici, et cela d'une manière éclatante. HERTWIG a dû examiner des préparations maltraitées par les manipulations ou par les réactifs pour émettre une pareille assertion.

diverses conditions l'élément nucléinien semble formé de granules ou de bâtonnets séparés, et telle est l'interprétation que BLANC a donnée de la constitution du noyau des phalangides (1). Mais ce ne sont là que des apparences. En examinant le noyau sous toutes ses faces, surtout par le pôle mais un peu obliquement ainsi que le montre la FIG. 198, *b*, il est aisé de s'assurer que toutes les anses parallèles sont en continuité les unes avec les autres aux deux pôles et forment un filament unique.

A propos de la continuité du boyau, nous ferons une dernière observation. On pourrait croire, à la vue de certaines images, qu'il est fragmenté en tronçons nombreux. Les cellules testiculaires des sauterelles, des libellules, des isopodes, etc., particulièrement celle de la *Lysianassa spinicornis* et des *Idotea*, offrent de pareilles images. Ces images sont trompeuses, car un examen attentif fait découvrir un lien entre les tronçons. Il sont en effet rattachés par des portions du tube d'où la nucléine a émigré pour se porter aux endroits qui se colorent par les réactifs. Pour apercevoir ces liaisons nous avons trouvé utile de traiter les préparations par le carmin boracique ou la safranine, de façon à leur imprimer une teinte légère, et ensuite par le vert de méthyle. Le contraste des nuances fait mieux saisir la continuité dont nous parlons : l'étui vide qui est incolore se détache nettement sur un fond rosé entre les tronçons verts.

La forme et les dimensions du boyau varient beaucoup, même chez les arthropodes. Généralement très volumineux dans les glandes, il l'est moins dans les cellules testiculaires. Parfois son diamètre est uniforme, comme dans l'*Oniscus* PL. I, FIG. 1-3; PL. V, FIG. *A*, *b*, et FIG. *B*; mais le plus souvent il varie d'un point à l'autre : le boyau devient alors irrégulier, bosselé, souvent moniliforme, PL. V, FIG. *A*, *a*, FIG. 166-172, FIG. 196 et 197; PL. I, FIG. 10, etc., etc.

Le boyau est doué de structure; il est en effet formé d'un mince étui qui lui sert de paroi et d'un contenu. L'étui est de nature plastinienne, toutes ses réactions le prouvent. Une chose importante à remarquer c'est qu'il se maintient pendant toutes les phases de la division. Les nombreuses expériences que nous avons faites à l'aide des dissolvants les plus variés de la nucléine ont levé tous nos doutes à cet égard, PL. II, FIG. 57 et 58. On voit dans ces figures que tous les bâtonnets de la couronne équatoriale et des couronnes polaires étaient entourés d'un mince étui réfractaire.

A l'intérieur de ce tube se trouve la nucléine, ou chromatine des auteurs. La manière dont celle-ci s'y présente est variable. Ici elle remplit entièrement son étui; là, dans les boyaux volumineux, elle se retire

(1) BLANC : *Anat. et physiol. de l'app. sex. mâle des Phalangides*; Bull. de la Soc. vaud. 2^e Série. T. XVII, Pl. V. fig. 9, c et 10, d.

contre la paroi, en laissant ouvert un canal central renfermant un plasma transparent PL. V, FIG. *A, b* et FIG. *B*; ailleurs elle se localise davantage sous la forme de disques superposés, régulièrement séparés par des espaces plasmatiques hyalins, disposition qui détermine l'apparition de stries transversales sur le boyau PL. V, FIG. *A, c, d, e*. Cette dernière particularité se voit assez rarement dans les cellules testiculaires, nous ne l'avons constatée avec certitude que sur les premières générations de cellules-mères : PL. V, FIG. 170; PL. VI, FIG. 223 et 224; PL. III, FIG. 89(1).

Quelle que soit d'ailleurs la disposition de la nucléine au sein de son étui, nous ne l'y avons jamais vu affecter la forme de granules — les *microsomata* de STRASBURGER et des autres observateurs(2) — dans les objets frais et traités par le vert de méthyle. Sur de pareilles préparations on observe que la nucléine forme une masse continue, distribuée d'une manière uniforme et, alors même que le boyau est fortement bosselé, ses ventres sont généralement reliés entre eux par des trainées non interrompues de cette substance PL. V, FIG. *A, a*, etc. Nous avons seulement pu constater l'existence naturelle de granules indépendants dans les disques des énormes boyaux de certains tissus des insectes, spécialement des tubes de MALPIGHI et des glandes filières PL. V, FIG. *A, h, i* (3). Mais ces boyaux font défaut dans les cellules du testicule.

Sous l'influence des réactifs, surtout des réactifs durcissants, il arrive que ces granules apparaissent : soit par le retrait de la nucléine, soit par la contraction de l'étui plastinien qui viendrait couper la colonne ou le manteau de nucléine à des endroits régulièrement espacés. Le boyau, toujours si homogène, des noyaux testiculaires du cloporte montre souvent cette particularité au début de l'action des acides forts, avant la dissolution de la nucléine, et après le traitement par l'eau bouillante additionnée d'acide osmique, ou après l'application de la liqueur de FLEMMING, PL. V, FIG. *A, f*. Aussi, à part le cas signalé plus haut, nous croyons que les microsomes nucléiniens sont des produits artificiels; à moins qu'on ne veuille désigner par microsomes les disques eux-mêmes, mais cette interprétation serait contraire à la pensée de leurs partisans.

(1) Voir aussi les fig. 138 à 141, 175, 200 et 240 à 244 de GILSON.

(2) STRASBURGER : *Die Controversen, etc.*, p. 248 et passim. — Pour ce qui regarde les arthropodes, voir plus loin dans l'histoire de la caryocinèse : BALBIANI (*Stenobothrus*) et NUSSBAUM (*Asellus*). C'est en vain que nous avons recherché les granules signalés par ces observateurs; nous n'avons vu que des boyaux bosselés et moniliformes. Nous pensons qu'ils ont pris pour des microsomes les grains ou articles de ces filaments.

(3) LEYDIG : *Untersuchungen zur Anat. und. Histol. d. Thiere*, pl. IV, fig. 43, représente un boyau de *Chironomus* avec de semblables granules; mais il ne dit pas comment il a été traité.

L'observation précédente nous paraît s'appliquer également au boyau pelotonné et aux bâtonnets des figures caryocinétiques. Les deux rangées de microsomes, signalées par PFITZNER au moment de la division longitudinale, ne sont pas formées, chez les arthropodes du moins, de granules séparés. Ceux-ci sont reliés comme dans les boyaux moniliformes, PL. V, FIG. 192 et 193; ils ne deviennent indépendants que par l'application des réactifs durcissants, ainsi que nous l'avons constaté plusieurs fois.

Nous ferons remarquer en outre que la présence d'une bande incolore, ou du moins beaucoup plus pâle, au milieu d'un tronçon nucléinien, FIG. A, b, PL. V, n'est pas un indice certain d'une division longitudinale à son début, car cet espace hyalin se remarque à l'état statique, surtout lorsque le manteau de nucléine est mince : nous l'avons en effet observé plus d'une fois sur divers objets, en particulier sur les cellules testiculaires des cloportes, des forficules, des agrions, etc., au repos. Il est donc nécessaire de recourir à des indications plus précises pour prouver l'existence de la division longitudinale.

B. Élément protoplasmatique.

Le noyau possède une partie plasmatique formée, comme le cytoplasme lui-même, d'un *reticulum* plastinien et d'un *enchylema*; seulement ce dernier est généralement plus hyalin, et le *reticulum* moins apparent.

I. Cette portion plasmatique est directement visible, comme nous l'avons montré (1), sur une foule de noyaux, principalement de ceux où le boyau présente des circonvolutions lâches et peu nombreuses; ou bien se rétracte au centre du noyau (2) et se localise dans un espace restreint sous la forme de nucléole-noyau, comme dans les *Lithobius* PL. VI, FIG. 214 à 217; ou bien enfin se résout en un certain nombre de sphérules séparées, telles que les taches de WAGNER dans les œufs et les sphérules nucléiniennes de certaines cellules ordinaires PL. III, FIG. 82. Grâce à ces diverses circonstances en effet la partie plasmatique, dégagée de l'élément nucléinien, frappe plus vivement les regards de l'observateur (3). Pendant la division, soit directe soit indirecte du noyau, sa partie protoplasmatique se dessine

(1) *Biologie cellulaire*, p. 236 à 245.

(2) Comme cela se voit accidentellement dans certaines cellules des tissus (*Biologie*, fig. 105), et assez fréquemment dans les cellules nerveuses ganglionnaires, etc.

(3) Dans une note récente (*Ueber d. feiner. Bau d. Kerns*; *Centralb. f. med. Wissenschaften*, 1884, p. 546,) FERRUCIO TARTUFERI dit avoir découvert de petits fuseaux, à fils très fins, à l'intérieur du noyau au repos. Nous croyons que ces fuseaux ne sont que des portions de notre *reticulum* plasmatique, malheureusement cette communication préliminaire n'est pas accompagnée de figures.

parfois d'une manière éclatante. Nous en donnerons plus loin de nombreux exemples.

Cependant il n'en est pas toujours ainsi. Souvent on n'aperçoit, en dehors de la portion chromatique, qu'un élément hyalin et homogène : la sève nucléaire (*Kernsaft*) des auteurs (1). Mais en réalité cet élément est organisé. Il renferme un réticulum plastinien et un enchylème ; comme on peut s'en assurer par l'application des dissolvants de la nucléine, et par l'examen de certains accidents de préparation dont nous parlerons plus loin.

Ici nous rencontrons une objection. HEUSER (2), en traitant les noyaux de *Fritillaria* par la potasse diluée comme dissolvant de la nucléine, d'après la méthode de ZACHARIAS, arrive à cette conclusion que, en dehors de la sève amorphe, il n'existe à l'intérieur du noyau que l'élément nucléinien avec sa gaine plastinienne ; en effet, dit-il, celle-ci après la réaction reste *seule* comme élément figuré sous la forme d'une très mince enveloppe. STRASBURGER (3), GUIGNARD (4), etc. etc. sont au fond du même avis.

Comme nous venons de le voir, l'étude comparée du noyau n'est pas favorable à cette opinion. Certes, nous admettons la présence d'un étui plastinien fermé et logeant la nucléine ; nous avons même cherché à établir ce fait par divers genres des preuves inconnues aux auteurs précités dans une thèse spéciale de notre *Biologie* (5). Mais si l'on veut bien jeter un coup d'œil sur les FIG. 99 (œuf de *Nephthys*), 102 (œuf de *Pelobates fuscus*), 104 (œuf de crabe), 118 (noyau de grégarine), 111 (glande salivaire de *Nepa*) et bien d'autres, on restera convaincu de l'existence d'une portion protoplasmique figurée et indépendante du boyau nucléinien. Le moyen en effet de considérer ces larges zones et ces plages protoplasmiques, identiques d'aspect et de constitution au cytoplasme, renfermant souvent des vacuoles ou d'autres enclaves, comme la *simple paroi* du tube ou de l'élément nucléinien blotti dans un coin du noyau ? La figure que nous donnons

(1) Nous l'avons déjà fait observer (*Biologie*, p. 203), cette expression « *Kernsaft*, » sève du noyau, est fort incorrecte. Elle doit être réservée, comme l'expression correspondante « *Zellsaft*, » pour désigner les vacuoles véritables qui se rencontrent dans le noyau aussi bien que dans le cytoplasme (l. c. p. 246). STRASBURGER (*Die Controversen*, etc.) et HEUSER l. c. infra assimilent, il est vrai, le noyau à une vacuole dans laquelle se trouverait plongé le réseau chromatique : mais cette assimilation ne nous paraît pas heureuse. Le plasma nucléaire, fut-il hyalin et dépourvu de réticulum, ne pourrait encore être comparé à une vacuole. Celle-ci n'est qu'une *enclave aqueuse* ; tandis que le premier est dense, visqueux, gorgé d'albuminoïdes et présentant, à l'inverse des vacuoles, toutes les réactions de ces dernières substances et de la plastine, ayant en un mot tous les caractères du *protoplasme* lui-même. Il constitue une partie essentielle du noyau, et non une enclave.

(2) HEUSER : *Beobachtungen über Zellkerntheilung* ; Bot. Centralb., 1884, Tom. XVII, nrs 1 et sqq., p. 125.

(3) STRASBURGER : l. c., p. 248.

(4) GUIGNARD : *Rech. s. la struct. et la div. d. noy. cell.* ; Ann. des Sc. nat., 6^e sér., 1884, p. 6 à 8.

(5) *Biologie*, p. 230.

PL. III, FIG. 82 du noyau des cellules testiculaires de la panorpe et celle que nous donnons PL. VII, FIG. 289, *x*, ne sont pas moins démonstratives. *Il en est de même en général de tous les noyaux, et ils sont nombreux, où les éléments plasmatique et nucléinien sont séparés, c'est-à-dire des noyaux qui possèdent soit des nucléoles nucléiniens, soit des nucléoles-noyaux.*

En appliquant les idées de HEUSER aux noyaux munis d'un nucléole nucléinien, on pourrait peut-être insister, et dire : la portion plasmatique de ces noyaux dérive du boyau continu primitif; la nucléine, en se ramassant en sphérules amorphes, laisse tout son étui derrière elle sous la forme de trabécules ou de granules, à l'exception des portions qui se renflent pour recevoir la nucléine et lui servir de paroi.

Nous ferons à ce sujet plusieurs remarques. Il y a longtemps que nous nous sommes posé à nous-même l'objection que nous venons de formuler, et nous avons fait un grand nombre d'observations pour la résoudre. Ces observations présentent de sérieuses difficultés : en général le boyau est peu volumineux, la paroi de son étui est d'une excessive minceur et d'une grande altérabilité, enfin le plus souvent il est impossible de décider si l'on a devant soi une gaine ou des mailles serrées et délicates du réticulum plasmatique.

Voici, en résumé, les résultats que nous avons obtenus.

Nous croyons que le mode de formation des nucléoles nucléiniens dont parle l'objection, est réalisé au sein du noyau de certains œufs, par exemple dans les œufs de crabe (1), et dans les cellules testiculaires des panorpes PL. III, FIG. 82. Car, au début du phénomène, on peut suivre encore les contours du boyau vidé entre les colonnes de nucléine, dont la séparation ferait croire tout d'abord que le tube s'est scindé en tronçons plus ou moins nombreux (2). On s'explique d'ailleurs très bien par ce procédé comment les nucléoles multiples qu'on aperçoit parfois dans les œufs jeunes (3) finissent par se réunir en cheminant à l'intérieur de l'étui pour former un petit nombre de nucléoles.

Cependant ce mode de formation est loin de se présenter comme un fait général. On rencontre en effet des nucléoles qui, au lieu d'être formés de nucléine amorphe, sont constitués par un filament pelotonné, le filament primitif qui s'est ramassé au centre du noyau.

Plus on perfectionne les méthodes d'observation, plus le nombre des nucléoles amorphes se restreint. C'est ainsi que dans bien des œufs, surtout dans ceux qui n'ont qu'une tache de WAGNER, on trouve un boyau tortillé,

(1) *Biologie cellulaire*, p. 224, fig. 81 et 82.

(2) Voir plus haut, p. 199, ce que nous avons dit de la fragmentation apparente du boyau.

(3) Dans l'œuf du brochet, par exemple : fig. 50, p. 223 de la *Biologie*.

à peu près comme dans les cellules testiculaires des chilopodes PL. VI, FIG. 216, etc. Nous avons constaté ce fait sur plusieurs œufs de coelentérés(1), sur les œufs d'un lernéen parasite de la baudroie, le *Chondracanthus gibbosus*, sur ceux d'un mollusque ptéropode, la *Cymbulia Peronii*, etc. Le nucléole central de beaucoup de cellules ganglionnaires est de nature nucléinienne et présente souvent la même constitution filoïde. Enfin de semblables nucléoles se rencontrent communément chez les protistes et ça et là dans les divers tissus des arthropodes, PL. VII, FIG. 289, x. Or dans tous ces cas on constate l'existence d'une zone périphérique, toujours riche en protoplasme réticulé. L'indépendance de cette zone vis-à-vis de l'élément nucléinien n'est point douteuse, car ce dernier s'en est retiré tout entier *avec sa gaine*; on peut constater ce fait par l'application des dissolvants de la nucléine sur des boyaux volumineux(2), et par l'examen attentif de la formation des nucléoles.

Parmi les objets que nous avons étudiés, ce sont les œufs de la *Cymbulia Peronii* sur lesquels nous avons pu suivre le mieux toutes les étapes de cette formation. Les œufs qui approchent de la maturité possèdent un énorme noyau, rempli de caryoplasma réticulé au milieu duquel brille un nucléole volumineux. Ce nucléole est un nucléole-noyau. Sa membrane est aussi nette et aussi épaisse que celle du noyau lui-même, et les circonvolutions du filament nucléinien, quoique minces, s'y distinguent aisément. Dans les jeunes œufs le noyau est autrement constitué. Il présente tous les caractères d'un noyau ordinaire; les anses nucléiniennes, d'ailleurs très visibles, sont uniformément distribuées dans toute son étendue. Mais bientôt les anses se portent dans la partie centrale et s'y accumulent successivement en abandonnant la périphérie, jusqu'à ce qu'elles y soient toutes réunies en une pelotte qui s'entoure sans tarder d'une épaisse membranule. Au fur et à mesure que le retrait des anses s'effectue le caryoplasma, plus ou moins caché jusque là, se dégage entièrement. Il est dense et granuleux. La zone qu'il occupe est assez étendue, mais elle est loin d'avoir les dimensions de la maturité, car le noyau ne possède alors que la moitié de son volume définitif.

Le phénomène que nous venons de décrire s'exécute avec une certaine lenteur. On peut en suivre toutes les phases, depuis le moment où l'on remarque seulement quelques boucles accumulées vers le centre jusqu'à celui où l'on ne voit plus que deux ou trois anses plongées dans le caryoplasma. En outre, pendant leurs mouvements, les anses de la pelotte deviennent

(1) Exemple : le *Pleurobrachia pileus*, fig. 98, p. 237, de la *Biologie*.

(2) Sur celui de la fig. 105 de la *Biologie*, par exemple.

de plus en plus courtes et plus serrées, mais elles ne paraissent pas gagner en épaisseur; en comparant leur diamètre dans les nucléoles-noyaux avec celui qu'elles possèdent dans les noyaux jeunes nous n'avons pu saisir de différence notable. En résumé, pendant la formation du nucléole tout se passe comme si le boyau abandonnait seulement une portion du milieu où il était plongé, le caryoplasma, et qui serait devenu trop vaste pour lui.

Il faut se rappeler d'ailleurs que l'étui plastinien est toujours d'une minceur telle qu'on a peine à le voir sur les boyaux les plus volumineux, même sur les boyaux striés des insectes. Il semble absurde d'admettre que les portions abandonnées par la nucléine puissent fournir à elles seules la quantité si considérable de caryoplasma qu'on trouve dans les œufs, dans les cellules testiculaires des pânorpes PL. III, FIG. 82, etc., etc. Notons encore que la transformation du boyau en nucléole se fait généralement de bonne heure, quand le noyau est peu volumineux et doit s'accroître encore pendant longtemps, ainsi que nous l'avons dit en parlant de la *Cymbulia*. Or, la quantité de caryoplasma qui s'élabore durant cette seconde période est souvent si considérable qu'elle masque et rend insignifiante la portion primitive. Oserait-on prétendre que ce nouveau plasma dérive aussi de l'étui plastinien?

Mais il y a plus, dans certains noyaux aucun lien génétique ne peut exister entre l'élément plasmatique et l'élément nucléinien.

Le noyau des *Lithobius* est particulièrement démonstratif à cet égard. Car à aucune période de son existence, le filament nucléinien, emprisonné de bonne heure dans le nucléole-noyau, comme nous le verrons bientôt, n'a été en contact avec la grande sphère protoplasmique extérieure; celle-ci a donc toujours eu une existence indépendante du boyau et par conséquent n'a pu en dériver, PL. VI, FIG. 210 à 217.

L'étude attentive de la formation des noyaux dans les autres groupes à la fin de la caryocinèse prouve également notre thèse, car durant ce phénomène il se joint aux bâtonnets une nouvelle portion protoplasmique : on peut le voir particulièrement sur les FIG. 32, 88 et 185. L'élément nucléinien ayant conservé, ainsi que nous l'avons démontré plus haut, son étui propre pendant toutes les phases de la division, il est évident que cette portion est indépendante du boyau dès son origine.

II. Dans les pages précédentes, nous avons envisagé principalement les noyaux dont les deux éléments se voient directement, ou se distinguent sans grande difficulté. Malheureusement il en existe une foule d'autres qui se présentent dans des conditions beaucoup moins favorables à l'observation : ce sont ceux dont les circonvolutions nombreuses se serrent et se tassent au point de les rendre impénétrables. Pour en dévoiler la constitution il faut

utiliser certains accidents de préparation qui dégagent leurs éléments. Ainsi en pratiquant des coupes sur les tissus végétaux frais, spécialement sur les jeunes endospermes des monotylés, ou en dissociant dans une goutte de vert de méthyle les divers organes des insectes, le rasoir ou l'aiguille emporte le boyau avec son étui propre; on peut s'en assurer à l'aide des dissolvants de la nucléine. Alors, pourvu que le noyau ait été respecté dans sa forme, on y distingue un réticulum plus ou moins accentué et renfermant dans ses mailles un enchylème hyalin, parfois parsemés de granules. Nous avons souvent remarqué dans les divers groupes d'arthropodes de pareils noyaux remplis de protoplasmes granuleux (1). Il n'est pas rare non plus de rencontrer, dans les préparations, des noyaux qui ont été accidentellement extraits des cellules et actionnés par l'aiguille. Là où l'on n'avait d'abord remarqué qu'une sève amorphe en dehors du noyau nucléinien, on découvre maintenant un fuseau de filaments rappelant celui de la caryocinèse, et dérivant sans nul doute du stroma plastinien étiré. PL. V, FIG. C et D. Nous avons d'ailleurs pu constater par l'application de l'acide chlorhydrique concentré que le boyau, reporté vers l'une des extrémités du noyau, possédait son étui habituel.

De ces faits il est permis de conclure que le résidu qui se maintient dans un noyau sain, sous l'action des dissolvants de la nucléine, a une double origine : il provient à la fois du stroma plastinien et de l'étui du boyau lui-même, PL. II, FIG. 56; PL. V, FIG. 164.

Nous avons volontiers qu'il est souvent assez difficile de distinguer ces deux portions, surtout après l'emploi des alcalis qui gonflent le boyau outre mesure, disloquent et brisent son étui, voire même le réticulum plasmatique (2). Ensuite lorsque les anses nucléiniennes sont serrées, tassées les unes contre les autres, leurs parois et l'élément plastinien interposé font pour ainsi dire corps commun et ne sont plus discernables par l'observation. Pour interpréter justement la constitution de ces noyaux il faut recourir à des objets plus démonstratifs.

C. La membrane.

La membrane nucléaire présente la même constitution organique et chimique que la membrane de MOHL. Comme celle-ci elle est réticulée, close et imperforée; c'est en vain en effet que nous y avons cherché les pores mentionnés par LEYDIG (3), STRASBURGER (4), HEUSER (5), etc. Le réticulum de

(1) Voir fig. 103, p. 241 et fig. 66, p. 216 de la *Biologie*.

(2) C'est pour éviter en partie ces inconvénients que nous avons préconisé l'usage du cyanure de potassium et du carbonate potassique (*Biologie*, p. 244).

(3) LEYDIG : *Untersuch. z. Anat. und Hist. d. Thiere*, fig. 32, 37, 58, 70, 73.

(4) STRASBURGER : *Die Controversen*, etc., p. 248.

(5) HEUSER : *Beobachtungen über Zellkernth*, l. c. n° 4, p. 124.

la membrane nucléaire est apparent sur les cellules testiculaires de plusieurs arthropodes, particulièrement sur celles des *Oniscus*, des *Idotea*, des *Scolopendra* PL. VIII, FIG. 301, des *Pagurus* PL. VII, FIG. 244, etc., etc. Les images qu'elles fournissent sont identiques à celle qui est dessinée dans la FIG. 119, p. 254 de la *Biologie*.

D. Nucléoles.

Un mot encore sur les nucléoles dont nous devons parler plusieurs fois dans ce travail.

Rappelons d'abord que pour faire l'étude fructueuse de ces corps il est nécessaire de recourir aux matériaux frais et au vert de méthyle d'une part, et d'autre part aux *dissolvants de la nucléine* pour contrôler les résultats obtenus⁽¹⁾. En suivant cette méthode on parvient à distinguer avec certitude, nous croyons l'avoir démontré dans notre *Biologie* (2), plusieurs sortes de nucléoles dans les cellules des arthropodes aussi bien que dans les cellules en général.

a) Les *nucléoles nucléiniens* : sphérules de nucléine amorphe, ou ramassée en peloton serré PL. III, FIG. 82. Ils se colorent par le vert de méthyle et se dissolvent dans l'acide chlorhydrique concentré, etc.

b) Les *nucléoles plasmatiques* : masses albuminoïdes renfermant de la plastine PL. I, FIG. 14, *np* et FIG. 8 et 9 *np*. Ils demeurent incolores sous l'action du vert de méthyle, et ils résistent à l'action des dissolvants de la nucléine. Ces nucléoles se rencontrent assez rarement dans les cellules testiculaires des arthropodes; celles des scolopendres en possèdent un bien marqué PL. VIII, FIG. 300, *np*.

c) Les *nucléoles mixtes*, qui sont constitués par la réunion des deux espèces précédentes en un corps unique, où chacune se maintient cependant sous une forme figurée. La FIG. 10 de la PL. I en donne un exemple remarquable sur lequel nous aurons à revenir.

(1) L'application des autres colorants, surtout sur des matériaux durcis, donne lieu à des indications fautives, *Biologie*, p. 242 et 248. On ne saurait assez insister sur ce point; en voici un exemple frappant. En traitant par la safranine, le carmin, etc., même à frais, les cellules testiculaires de la *Scolopendra dalmanica*, on acquiert la conviction que leur noyau est organisé comme celui des *Lithobius*, c'est-à-dire qu'il présente un volumineux *nucléole-noyau*. Or il n'en est rien. Ce corps, le plus intensément coloré de tout le noyau sous l'influence de ces réactifs, est un *nucléole plasmatique* que les dissolvants de la nucléine laissent intact, et sur lequel le vert de méthyle est sans action. Dans cette espèce, le boyau nucléinien est en effet répandu, comme d'habitude, dans tout le noyau. Nous sommes convaincu qu'on a commis bien des erreurs du genre de celle qu'on aurait commise si facilement ici. En général, on est en droit d'attacher une médiocre importance aux travaux de ceux qui écrivent sur le noyau, sans avoir employé les réactifs chimiques appropriés, et en particulier les dissolvants de la nucléine; car on peut arriver dans ces conditions à confondre les choses les plus distinctes, à trouver par exemple que la membrane nucléaire fait partie de la portion chromatique du noyau, ou du moins renferme de la nucléine!

(2) *Biologie*, p. 248.

d) Les *nucléoles-noyaux*, ou noyaux en miniature, renfermant par conséquent tous les éléments d'un noyau véritable : membrane, portion plasmatique et portion nucléinienne. Le type de ces nucléoles nous est offert par les *Lithobius*, PL. I, FIG. 14 *nn*, et PL. VI sur la plupart des figures.

Les rapports des trois catégories de nucléoles *a*, *c* et *d* sont étroits. Ils renferment tous de la nucléine; ensuite les sphérules de nucléine pelotonnée et les nucléoles mixtes, celui de la FIG. 10, PL. I par exemple, deviendraient comparables au nucléole-noyau des lithobies s'ils venaient à s'entourer d'une membrane. Ces rapports sont d'autant plus intimes que les nucléoles nucléiniens sont souvent eux-mêmes limités par une membranule, comme on peut s'en assurer en traitant les œufs (1) et les cellules testiculaires des panorpes par les dissolvants de la nucléine; en outre ils ont une tendance à s'entourer d'une auréole de caryoplasma (2). Il n'y aurait donc pas de différence radicale entre ces trois sortes de nucléoles, bien que leur constitution ne soit pas la même. Mais il n'en est plus ainsi des nucléoles de la catégorie *b*. Ceux-ci en effet n'ont aucun lien de parenté avec la nucléine, toutes leurs réactions chimiques le démontrent. Ce sont des masses plastino-albuminoïdes faisant partie intégrante de la portion plasmatique du noyau, et c'est pour rappeler leur nature et leur origine que nous les avons appelés *nucléoles plasmatiques*.

Le boyau typique de nucléine peut se résoudre en sphérules indépendantes, ou se ramasser en une pelotte localisée au centre du noyau; de même l'élément protoplasmique peut s'accumuler à côté des anses nucléiniennes sous la forme de masses plus ou moins nombreuses et de volume variable. La mise en jeu de ce processus se remarque principalement sur les noyaux qui, comme ceux des panorpes et des lithobies, ont une portion protoplasmique bien fournie et séparée de la portion nucléinienne. Nous l'avons représentée dans la FIG. 14 de la PL. I. On voit dans cette figure plusieurs nucléoles plasmatiques, *np*, formés aux dépens du réticulum et des granules du caryoplasma, et nageant dans la portion hyaline de l'enchylème ainsi dégagée. Lorsque les nucléoles dont il s'agit sont nombreux ou volumineux, ils peuvent représenter à eux seuls la totalité de l'élément plastinien et figuré du caryoplasma. C'est en vain qu'on chercherait ailleurs cet élément : comme on chercherait vainement la nucléine en dehors des sphérules de la FIG. 82, PL. III, et en dehors des taches de WAGNER dans beaucoup d'œufs à leur maturité.

Mais ce mode de formation des nucléoles plasmatiques n'est pas le seul qui soit réalisé dans la nature. En effet on les voit souvent apparaître au sein

(1) *Biologie*, fig. 104, p. 241.

(2) Comme chez la *Nephthys*, *Biologie*, p. 237, fig. 99.

du caryoplasma, demeuré intègre, sous la forme d'enclaves : véritables dépôts de matériaux, comme il s'en forme si souvent dans le cytoplasma. Il semble que les choses se passent ainsi dans divers tissus chez les arthropodes, car, lorsque leurs noyaux sont accidentellement dégagés par l'aiguille du boyau nucléinien, on retrouve souvent au milieu d'un caryoplasma bien fourni jusqu'à 5 ou 6 nucléoles assez volumineux.

Quelle que soit d'ailleurs leur origine, ces corps sont des productions plasmatiques; ils sont en effet constitués par des albuminoïdes ordinaires, solubles dans les liquides digestifs artificiels, et un réticulum plastinien qui est plus ou moins fourni suivant les cellules ou suivant les circonstances (1). C'est pourquoi nous ne pouvons embrasser l'opinion de STRASBURGER (2), de HEUSER (3), de GUIGNARD (4), de PFITZNER (5), etc., qui les regardent comme des réserves de substance chromatique. D'après ces auteurs, ils seraient en effet destinés à être incorporés, après leur dissolution au moment de la division, par les bâtonnets eux-mêmes pour s'enrichir en nucléine. Mais alors il faut admettre que les espèces chimiques qui les composent se changent en nucléine, dont la composition est totalement différente. Nous préférons dire qu'ils concourent avec les autres éléments plasmatiques du noyau à l'élaboration du fuseau, dont les filaments constitutifs sont formés d'une substance, ou de diverses substances, présentant beaucoup d'analogie avec la plastine (6).

II. MÉTHODE SUIVIE DANS LES RECHERCHES ET LES OBSERVATIONS.

L'étude de la caryocinèse chez les arthropodes est laborieuse et entourée de grandes difficultés.

1° Les cellules testiculaires y sont généralement de petite dimension. Celles des panorpes, des chilopodes, etc., sont volumineuses, il est vrai; malheureusement leurs noyaux, si l'on en excepte ceux des scolopendres, sont généralement pauvres en nucléine. Le boyau qu'ils renferment est

(1) Cette constitution a été mise en lumière dans notre *Biologie*, p. 248. ZACHARIAS, dans le *Compte-rendu* qu'il a bien voulu faire de cet ouvrage dans le *Bot. Zeit.*, 1885, dit que ses recherches confirment les nôtres.

(2) STRASBURGER : *Die Controversen*, etc., passim.

(3) HEUSER : l. c., p. 126.

(4) GUIGNARD : *Nouvelles observations*, p. 8.

(5) PFITZNER : *Beiträge z. Lehre v. Bau d. Zellkerns*; *Arch. f. mik. Anat.* 1883, T. XXII, p. 619.

(6) C'est à dessein que nous avons évité l'emploi des mots «prochromatine et parachromatine». PFITZNER, l. c., emploie le premier de ces termes pour désigner la substance qui constitue les nucléoles (nos nucléoles plasmatiques), et le second pour désigner la substance figurée, invisible dans le noyau au repos, mais servant à former le fuseau pendant la division (notre réticulum plasmatique). STRASBURGER emploie le second à propos des nucléoles. En résumé tous deux appliquent ces dénominations à des corps protéiques; elles sont donc au moins inutiles.

mince, et les bâtonnets qui en résultent lors de la division sont peu apparents, à cause de leur ténuité, et aussi à cause de l'épaisseur du cytoplasme qui les entoure. Parmi les arthropodes, seules les cellules jeunes, ou les premières métrocytes, qui sont la souche des innombrables cellules remplissant plus tard le testicule, possèdent un boyau volumineux; aussi les figures caryocinétiques y sont-elles beaucoup mieux marquées. Mais il n'est pas toujours aisé de rencontrer leurs premières divisions. Car l'entrée en activité du testicule varie considérablement d'un groupe à l'autre, voire même d'une espèce à l'autre; elle dépend également des circonstances extérieures qui ont une grande influence sur le développement de cet organe. En général on ne rencontre que les divisions subséquentes, celles qui se font au sein de cellules dont le volume se réduit de plus en plus. C'est pourquoi on est obligé de se servir constamment de l'objectif 1/18 à immersion homogène, souvent aidé d'un oculaire puissant; encore faut-il ajouter qu'on est loin de pouvoir résoudre d'une manière satisfaisante toutes les images qui se présentent.

2° Ce n'est point tout. Les caractères et les détails des figures caryocinétiques semblent varier notablement dans un même testicule suivant les cystes que l'on examine, suivant les diverses périodes qu'il doit traverser jusqu'à l'élaboration des spermatozoïdes, et sans doute aussi à cause des circonstances extérieures de milieu et autres. Or, dans une préparation, il y a un grand nombre de cystes, qui sont loin d'appartenir à la même étape, à la même génération si l'on veut; en outre plusieurs se sont ouverts pendant la dissociation en confondant leurs éléments. Il en résulte que l'observateur ne peut d'abord s'orienter au milieu des figures qui sont sous ses yeux, ni déterminer leur filiation, leurs rapports génétiques. Il en est ainsi surtout pour les couronnes équatoriales qui causent le désespoir de l'observateur.

3° Il est une autre circonstance qui vient encore compliquer les recherches, c'est la grande altérabilité de l'élément nucléinien pendant la division. La tendance à la fusion des anses ou des bâtonnets des figures caryocinétiques, signalée par FLEMMING dans les cellules testiculaires de la salamandre, se retrouve à un haut degré dans celles des arthropodes. Si l'on ne donne tous ses soins aux préparations, la plupart des images deviennent méconnaissables, elles ne forment plus qu'un magma où tous les éléments sont accolés, sinon confondus (1). Il n'est pas étonnant que la plupart des observateurs aient envisagé les couronnes polaires comme des masses homogènes. Aussi avons-nous consacré beaucoup de temps à la recherche des meilleures méthodes de fixation et de préparation des objets.

a) Il va sans dire que nous avons songé d'abord aux fixateurs en usage ;

(1) Nous croyons en effet qu'il n'y a pas de fusion véritable entre les éléments. Voir les observations de PFITZNER : *Zur morph. Bedeut. d. Zellkerns*; *Morph. Jahrb.*, t. XI, 1885.

la liqueur de KLEINENBERG, l'acétate d'uranium, l'acide chromique et l'acide osmique, soit seuls, soit mélangés et additionnés d'acide acétique suivant la formule de FLEMMING, ancienne et nouvelle (1), et suivant d'autres proportions encore. Nous avons recouru également à la fixation par le sublimé corrosif en solution aqueuse de 1 à 2 %, pur ou additionné de quelques gouttes d'acide acétique. Après de nombreux essais nous avons cru reconnaître que les deux meilleurs mélanges sont les suivants : a) la nouvelle liqueur de FLEMMING, mais dans laquelle la dose d'acide osmique est élevée d'un tiers et la concentration de l'acide chromique plus que doublée (2). b) La solution de sublimé avec 1 % d'acide acétique. Nous ne nous sommes servi que de ces deux liquides fixateurs dans le courant de nos recherches. Il nous a semblé que le second conserve mieux encore que celui de FLEMMING l'élément nucléinien dans son état naturel. Les autres fixateurs susmentionnés donnent de moins bons résultats. La liqueur de KLEINENBERG en particulier ne maintient pas bien l'indépendance des éléments contigus, ni la distinction des deux moitiés rapprochées des bâtonnets qui sont recourbés ou repliés sur eux-mêmes, comme nous le verrons en parlant des coléoptères, des lépidoptères, etc.

Le mode opératoire qui a été suivi est fort simple. Les testicules, enlevés de l'animal vivant, sont déposés dans le réactif où ils séjournent de 6 à 10 minutes. Après leur fixation ils sont lavés à l'eau distillée et laissés pendant quelques minutes dans l'alcool à 60°, afin d'enlever le restant de réactif et affermir les pièces. On peut alors procéder à leur coloration, ou les conserver dans l'alcool à 90° pour un usage ultérieur.

Quant aux matières colorantes, nous avons fait surtout usage du carmin aluné, la safranine appliquée d'après les méthodes de HERMANN et de BABES ne nous ayant pas donné de meilleurs résultats.

Les objets enrobés au chloroforme (3) sont ensuite coupés au microtome.

Nous avons placé les coupes dans divers médiums : le baume de Canada, la laque de dammar, la sandaraque dissoute dans l'alcool, la glycérine, la liqueur de RIPART et PETIT (4), etc. En agissant ainsi, notre but était de varier l'indice de réfraction des milieux dans lesquelles séjournent les coupes,

(1) FLEMMING : Archiv f. wiss. Mikroskopie ; juillet, 1884.

(2) Les cellules testiculaires sont très altérables et très avides d'eau. C'est pourquoi il est nécessaire de les tuer et de les fixer rapidement, à l'aide d'un réactif énergique, pour les maintenir dans leur intégrité et empêcher surtout la production de nombreuses vacuoles à leur intérieur.

(3) Les figures caryocinétiques conservent ainsi plus de netteté, semble-t-il, qu'en pratiquant l'enrobage à l'aide de la créosote ou de l'essence de girofle.

(4) Naturellement, pour employer les milieux aqueux, il faut revenir de la térébenthine à l'eau. On doit se servir alors, pour faire adhérer les coupes au *slide*, du collodion (SCHAEFFELBAUM), ou de l'albumine (P. MAYER. Voir *Biologie*, p. 123.

afin de rendre plus distinctes les figures caryocinétiques, toujours si petites et si difficiles à analyser. En général, leurs détails se marquent mieux dans les milieux aqueux, mais l'emploi de ces derniers avec les objets durcis est de médiocre utilité lorsqu'on a recours à la méthode suivante.

b) On se tromperait grandement en effet, si l'on croyait pouvoir élucider tous les points de la caryocinèse des arthropodes en pratiquant les coupes les plus fines à travers les coecums testiculaires, car il est de toute nécessité de recourir à la dissociation des objets vivants, soit à sec en les humectant avec l'haleine, soit dans un liquide réactif.

Nous avons procédé comme il a été dit dans la *Biologie*, p. 111, 114 et 144. Le testicule extrait de l'animal vivant est débité en tronçons que l'on place chacun sur un porte-objets. En promenant sur eux le dos d'un scalpel ou, au besoin (1), en les dilacérant délicatement, on en fait sortir les cystes ou les cellules intactes dans leur milieu naturel. On peut aussi pratiquer l'opération dans une goutte minime de vert de méthyle, ou bien ajouter ce réactif après la dissociation. La préparation colorée est ensuite soumise pendant 10 à 20 minutes (2) aux vapeurs d'acide osmique en solution à 2 %. Après y avoir déposé une goutte de la solution de RIPART et PETIT ou d'un autre médium, on procède à son examen. Pour la conserver et la transformer en préparation permanente, il n'y a plus qu'à la luter (4).

On peut remplacer dans le traitement précédent l'acide osmique par l'acide sulfureux dissous dans l'alcool; de nombreux essais nous ont appris, en effet, que ce gaz est un excellent fixateur du noyau (4). La préparation, dissociée sans réactif, est renversée pendant 3 à 5 secondes seulement (le temps de compter jusqu'à vingt) sur le goulot d'un flacon contenant la dissolution. Avant de procéder à la coloration, il est nécessaire d'enlever jusqu'à la dernière trace de l'acide par des lavages soignés, car il décompose le vert de méthyle. Sur les préparations bien faites, la coloration de l'élément nucléinien est aussi nette et aussi franche qu'en usant de l'acide osmique. Néanmoins nous nous sommes servi de préférence de la première méthode. Quant à la fixation à l'aide de l'acide sulfureux, nous l'avons employée surtout à titre de contrôle dans certains cas difficiles, pour nous assurer si l'on obtenait les mêmes images par les deux procédés.

(1) Par exemple lorsqu'il est difficile, comme dans les sauterelles, de faire sortir les cellules; ou encore lorsque le tube est trop mince ou trop délicat pour être traité de cette façon.

(2) Après quelques tâtonnements on arrive bientôt à saisir, pour chaque objet, le temps pendant lequel il doit rester soumis aux vapeurs d'acide osmique pour être fixé; les cellules en division, toujours très sensibles à l'action de cet acide, ne prennent point alors une teinte trop foncée qui nuit à l'observation.

(3) Nous ne saurions assez recommander le lut au baume de tolu dont nous avons donné la formule dans notre *Biologie*, p. 129; c'est le meilleur de tous les luts dont nous avons fait usage.

(4) L'acide sulfureux fixe moins bien le protoplasme, du moins lorsqu'on le fait agir pendant un temps si court.

La dissociation des objets frais présente de grands avantages, nous avons même dit qu'elle est indispensable.

a) En la pratiquant, le scalpel dégage toujours des colonies un grand nombre de cellules qui se présentent isolément, et dont l'observation est ainsi rendue plus aisée que sur des coupes où les éléments sont généralement entassés les uns sur les autres dans des cystes volumineux.

b) Cette méthode permet de varier, pour ainsi dire à volonté, le mode d'observation. Elle permet d'examiner les cellules : tantôt dans leur milieu naturel, le liquide testiculaire; tantôt immédiatement après l'emploi d'un réactif, spécialement du vert de méthyle, pour suivre pas à pas son influence sur les éléments du noyau. C'est ainsi que l'on peut constater l'action élective et la fidélité si remarquables de ce dernier réactif appliqué sur les cellules vivantes (1).

c) De cette manière, la dissociation devient un moyen précieux pour contrôler l'action des fixateurs qui ont été employés dans le but de rendre possible la confection des coupes, par exemple pour s'assurer s'ils n'ont pas modifié la distribution de la nucléine à l'intérieur des bâtonnets des couronnes et changé notablement l'aspect de ces éléments; ce qui serait de nature, dans certains cas, à induire l'observateur en erreur et à lui faire tirer de fausses conclusions. Nous aurons plus d'une fois l'occasion de revenir sur ce point.

d) Enfin en utilisant la liqueur de RIPART et PETIT, qui est un fixateur délicat, soit avant soit après l'action de l'acide osmique et de l'acide sulfureux, on obtient des préparations temporaires ou permanentes, dans lesquelles les objets sont inclus au milieu d'un liquide. Or ce mode d'inclusion est de la plus haute importance. Car il est bien souvent nécessaire de déplacer ou de faire rouler, à l'aide d'une légère pression exercée sur le *cover*, les cellules isolées au sein de la préparation, afin de pouvoir observer le *même élément* par tous ses côtés : examiner successivement une figure caryocinétique de face et de profil, constater la forme, la disposition et surtout le nombre des éléments dans les couronnes équatoriales et polaires, etc., etc. En faisant usage de coupes et de préparations incluses dans un médium résineux et solidifiable qui empêche ces déplacements, il est presque toujours impossible de se faire une conviction sur les détails les plus importants.

(1) Voici comment nous avons fait ressortir les avantages de ce précieux réactif dans notre *Biologie*, p. 144. « D'abord il fait mourir instantanément les cellules, sans doute parce qu'il s'y insinue avec une facilité « étonnante; ensuite il les fixe jusqu'à un certain point, et les empêche de se déformer pendant des heures entières. Avec l'acide osmique, qui ne l'altère nullement, il devient un des meilleurs fixateurs. Ajoutons que « c'est le réactif le mieux approprié pour le noyau, soit pour le décélérer, soit pour le conserver dans sa forme et « sa structure normale. »

PREMIÈRE PARTIE.

DIVISION DIRECTE OU ACINÉTIQUE.

Nous avons consacré beaucoup de temps à la recherche des figures caryocinétiques dans les tissus des arthropodes. Il nous semblait que rien ne devait être plus intéressant que les phénomènes de la caryocinèse présentés par ces noyaux gigantesques, à boyau volumineux et strié, si fréquents chez les insectes soit à l'état larvaire soit à l'état parfait. Mais nos efforts n'ont pas été couronnés de succès; à notre grand regret aucune de ces figures n'a passé sous nos yeux. On dirait que chez ces êtres, une fois que les tissus sont établis, la division indirecte ne s'y exerce plus, contrairement à ce qui a lieu chez les vertébrés (1).

En est-il de même de la division directe?

Nos recherches nous permettent d'affirmer que ce mode de multiplication cellulaire existe chez les arthropodes, et qu'il y est même assez fréquent. Nous l'avons observé dans les organes et les tissus fixes les plus variés : les tubes de MALPIGHI, les glandes filières, l'épithélium intestinal; la capsule ovarique, etc. et, ce qui paraîtra plus étrange, dans certains tissus en voie de prolifération, comme les jeunes cellules graisseuses, les cellules testiculaires et les cellules embryonnaires elles-mêmes.

Les exemples de division directe que nous allons mentionner sont d'autant plus intéressants qu'ils sont plus rares ailleurs.

Il y a deux choses à considérer dans ce mode de division :

- 1° La division du noyau et,
- 2° La division concomitante ou subséquente du protoplasme.

(1) Voir PFITZNER : *Beobacht. über weit. Vorkommen d. Karyokinesis*; Archiv f. mik. Anat., 1881, p. 127, — et FLEMMING qui a publié divers articles sur la régénération des tissus, dans les mêmes Archives, de 1880 à 1884.

CHAPITRE I.

DIVISION DIRECTE DU NOYAU.

On a restreint de plus en plus la mise en œuvre de ce procédé de multiplication nucléaire depuis la découverte de la caryocinèse dans les tissus les plus divers des plantes et des animaux. Cependant on est obligé de l'admettre encore pour un certain nombre de cellules : les leucocytes des vertébrés (1), les cellules parenchymateuses âgées des végétaux (2), diverses algues (3), les infusoires et certains autres protistes (4). Plusieurs observateurs ont signalé en outre, avec plus ou moins de fondement, des exemples de division directe dans les tissus ordinaires des animaux, mais nous devons nous contenter de renvoyer le lecteur à la discussion à laquelle FLEMMING (5) a soumis les observations de ses prédécesseurs. Nous réserverons également ce qui concerne les Protistes pour la fin de ce mémoire, afin de ne nous occuper ici que des arthropodes.

Les auteurs qui ont parlé de la division directe chez les arthropodes sont peu nombreux.

SCHENK (6) et BLOCHMANN (7) l'ont signalée depuis peu, le premier sur les noyaux de la couche cellulaire destinée à former le chorion de l'œuf chez la *Periplaneta orientalis*, le second sur ceux de l'enveloppe embryonnaire du scorpion. Dans les figures de SCHENK le noyau est coupé par un étranglement linéaire; tandis que dans celles de BLOCHMANN les deux moitiés étirées restent unies temporairement par un long filament, comme dans notre FIG. 7, d.

A en juger par les dessins d'une note de BOBRETZKY (8), antérieure aux précédentes, les noyaux issus de la vésicule germinative de l'œuf de certains

(1) Voir FLEMMING : *Zells. Kern und Zellth.* p. 348 et sqq.

(2) FR. SCHMITZ : *Sitz. d. niederrh. Gesellsch.*, 1879, — FR. JOHOW : *Inaug. Dissert.* Bonn, 1880. — STRASBURGER : *Archiv f. mik. Anat.*, tom XXI, 1882, p. 574.

(3) FR. SCHMITZ : *Beobacht. üb. d. vielkernigen Zellen d. Siphonocladaceen*, Halle, 1879. — JOHOW : *Die Zellkerne v. Chara fætida*, Bot. Zeit., 1881, p. 729.

(4) BÜTSCHLI : *Studien üb. d. erste Entwick.*, etc., 1876, p. 115; — et dans *Zeits. f. wiss. Zoologie*, t. XXX, p. 424, etc. — R. HERTWIG : *Inaug. Diss.*, Leipzig, 1875; — et dans *Jen. Zeitsch.*, t. XI, p. 156, 1877. — GRÜBER : *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXXVI, p. 109. — BALBIANI : *Leçons faites au collège de France*, dans le *Journ. de Microg.*, t. V et VI, etc., etc. — Voir l'exposé de STRASBURGER : *Zellbildung*, etc., 3^e édit., p. 304 et suiv.

(5) FLEMMING : *Zells. Kern u. Zellth.*, p. 547 et sqq.

(6) SCHENK : *Mittheil. aus d. embryol. Institut im Wien*, t. II, Heft II, p. 95.

(7) BLOCHMANN : *Ueber directe Kernth. in d. Embryonalhülle d. Scorpione*; *Morph. Jahrb.*, t. X, Taf. XXII, fig. 1 à 5, p. 480.

(8) BOBRETZKY : *Ueb. d. Bild. d. Blastoderms etc. bei Insecten*; *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXXI, p. 195, fig. 3, 4, 6, 9.

lépidoptères pourraient bien aussi se multiplier par étranglement; mais l'auteur ne parle pas des phénomènes de la division, on ne peut donc rien conclure de son travail. On le peut d'autant moins que BOBRETZKY fait du noyau une cellule, et du nucléole, qui n'est dans le cas présent que le boyau pelotonné, un noyau véritable.

WITLACZIL(1) et L. WILL(2) en parlant de la division du noyau de l'œuf des aphidiens donnent également des figures qui pourraient faire songer à une division directe. WILL décrit la division de la vésicule germinative et des noyaux qui en dérivent, noyaux dont il interprète exactement la constitution, plus heureux en cela que BRANDT et BOBRETZKY. Il montre que la tache germinative, ou le nucléole, se résout en granules et en petits corpuscules qui se rassemblent à l'équateur du noyau hyalin, pour se répartir ensuite en deux groupes. Entre temps le noyau prend la forme d'un biscuit et se scinde en deux. Mais dans sa description il ne parle ni de division directe ni de caryocinèse; il ne fait pas non plus mention de l'existence d'un fuseau. Pour se prononcer sur la nature de cette division il faudrait savoir si la membrane du noyau se maintient et s'étrangle, ou bien si elle disparaît et si les noyaux doivent se reformer aux pôles, comme cela a lieu dans la caryocinèse véritable (3).

A. Tissus fixes et adultes.

I. Commençons par la capsule ovarique de la *Gryllotalpa vulgaris*.

Le tapis cellulaire qui recouvre l'œuf de la taupe-grillon, arrivé à l'état parfait, est formé de cellules polygonales et aplaties PL. I, FIG. 10. Leur protoplasme, dense et homogène, renferme de un à trois noyaux munis de nucléoles. A l'état statique ces divers éléments se présentent comme nous les figurons en *a*; le noyau, de forme ovale, contient un boyau nucléinien assez épais et tortillé. C'est au milieu de ces anses que se trouve le nucléole. Ce dernier mérite que nous nous y arrêtions quelques instants.

Sur des préparations fraîches et traitées par le vert de méthyle, il se montre en effet composé de deux parties distinctes : une masse centrale à contours irréguliers, uniformément colorée, et une portion périphérique incolore. L'emploi des réactifs et des dissolvants de la nucléine tels que l'acide chlorhydrique, le carbonate potassique, etc., indique clairement la

(1) WITLACZIL : *Entwicklungsgesch. der Aphiden*; Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XL, 1884, Taf. XXVIII, fig. 4 et suiv.

(2) LUDWIG WILL : *Zur Bild. d. Eies u. d. Blastoderms b. d. vivip. Aphiden*; Arbeiten der zool. Institut in Würzburg. Tiré à part, p. 29-33; Pl. 1, fig. 10—15, fig. 18 et 21.

(3) Voir à la fin de ce mémoire les *Rapports entre les deux modes de division*.

nature chimique de ces deux éléments : la partie colorée est formée de nucléine, la partie incolore de plastine. Nous nous trouvons donc en présence d'un *nucléole mixte*, à la fois nucléinien et plasmatique, simulant un petit noyau dont la nucléine serait ramassée au centre en une masse amorphe. Ajoutons, pour être complet, que la zone plasmatique n'entoure pas toujours complètement le corps nucléinien ; elle est parfois interrompue d'un côté, et prend ainsi la forme d'un fer-à-cheval *e* et *b'*.

L'origine des ces nucléoles se conçoit d'ailleurs aisément. Que la portion plastinienne en s'accumulant vienne à enrober quelque tronçon du boyau, et l'on obtiendra ces corps. Néanmoins ils sont rares chez les arthropodes.

Nous allons voir que ces singulières productions peuvent subir la segmentation comme le noyau lui-même.

Les phénomènes présentés par le noyau de la capsule ovarique pendant sa division sont assez intéressants.

En général, c'est le nucléole qui se segmente en premier lieu.

On a beaucoup parlé autrefois de la division du nucléole. On sait en effet que le schéma de REMAK, qui eut cours si longtemps dans la science, comprenait trois segmentations binaires successives, celles du nucléole, du noyau et du protoplasme. Les travaux récents ont fait abandonner ce schéma, surtout en ce qui concerne le nucléole. Mais, comme nous l'avons fait remarquer dans notre Introduction (1), ces corps sont de plusieurs sortes et peuvent par conséquent se comporter d'une manière différente. Nous devons avouer que nous n'avons jamais vu les nucléoles qui sont exclusivement de nature plasmatique s'étrangler normalement pendant la division du noyau. Mais les nucléoles mixtes et les nucléoles-noyaux peuvent se segmenter ; c'est ce qui a lieu dans la *Gryllotalpa*, la FIG. 10 le montre clairement (2).

La masse nucléinienne centrale se partage d'abord en deux portions qui se séparent en s'étirant ; en même temps le nucléole s'allonge, et bientôt un étranglement équatorial s'y dessine qui le coupe en deux, FIG. 10, *b, f, x, y*. Parfois on observe à l'intérieur trois sphérules de nucléine, et alors il se divise simultanément en autant de portions par des sillons diversement orientés, FIG. 10, *z*.

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent le noyau s'allonge suivant son grand axe, et commence à s'étrangler à son tour FIG. 10, *b, b'* et *f*. En *c* et *d*, la division s'achève. Chacune des deux moitiés renferme un nucléole.

(1) Voir plus haut, p. 206.

(2) Voir plus loin p. 223 et p. 225 la division du nucléole-noyau des *Lithobius* et celle du nucléole de s cellules graisseuses.

Habituellement les noyaux possèdent le même volume; parfois cependant le sillon séparateur se marque plus près de l'un des pôles. Enfin il arrive que l'étranglement du noyau se fait tardivement, après que le nucléole s'est déjà divisé plus d'une fois : comme en *b'*, par exemple, où l'on remarque quatre nucléoles(1) bien que la division s'indique à peine. Ces sortes de noyaux multinucléolés se segmentent, tantôt en deux moitiés égales renfermant souvent un nombre différent de nucléoles, tantôt en portions inégales. On a représenté en *c* un cas de ce dernier genre : une première segmentation, ζ , très inégale va s'achever, la grosse moitié se divisera ensuite en deux portions correspondant à ces nucléoles. Nous n'avons rencontré aucun exemple de segmentation simultanée, analogue à celle du nucléole ζ ; mais nous sommes loin d'en nier la possibilité.

Le noyau pendant la division ne paraît d'ailleurs être le siège d'aucun mouvement particulier; on n'y voit rien qui rappelle une figure caryocinétique. La membrane nucléaire s'infléchit en dedans en repoussant vers le centre les anses nucléiniennes qu'elle finit par couper, et la segmentation est achevée.

II. *Épithélium intestinal et tubes de MALPIGHI de l'Aphrophora spumaria.*

La larve de cet hémiptère nous offre de beaux exemples de caryodiérèse par voie directe.

1° La FIG. 9 représente trois cellules de l'épithélium intestinal de cette larve. Les noyaux, vus en coupe optique, montrent la section des anses du boyau nucléinien qui est mince et lâchement enroulé. Ils renferment habituellement plusieurs nucléoles; mais ces nucléoles sont bien différents de ceux que nous avons rencontrés dans la capsule ovarique de la taupe-grillon, car ils sont exclusivement de nature plasmatique, et ils demeurent étrangers à la division du noyau.

Cette division s'exécute d'une façon très simple, comme on le voit dans la FIG. 9. En *a* l'étranglement se manifeste et rend le noyau panduriforme. A mesure que l'inflexion de la membrane progresse, l'ouverture de l'étranglement se rétrécit de plus en plus et, à la fin de la division, les nouveaux noyaux se touchent par une surface plane, *b*. Ce n'est que peu à peu qu'ils acquièrent la forme sphérique, *c*, du noyau primitif.

2° Les tubes de MALPIGHI de l'aphrophore ont un aspect singulier. Les cellules et les noyaux des deux extrémités, mais surtout ceux de la base FIG. 8, sont organisés suivant le type commun. Leur protoplasme est dense,

(1) Dont un est caché.

doué d'un réticulum irrégulier, mal orienté, et d'un enchylème granuleux; leur noyau possède un boyau continu et riche en circonvolutions qui sont entassées les unes sur les autres. La portion moyenne et renflée des tubes est constituée d'une manière toute différente, FIG. 7. Le réticulum cellulaire, régulier dans ses allures et visiblement rayonnant du noyau à la périphérie, renferme un enchylème hyalin (1) Mais ce qui frappe davantage l'observateur, c'est le noyau : corps irrégulier, bosselé, épineux même, à contenu homogène et sans trace de filament nucléinien; la nucléine amorphe y est en effet répandue d'une manière uniforme. Pour le reste, ces noyaux ont une mince membrane qui se moule exactement sur les aspérités de la surface, et à laquelle viennent se rattacher les trabécules du cytoplasme.

Nous avons pensé d'abord que ce noyau empruntait sa singularité à une cause accidentelle ou à l'action altérante des réactifs. Il n'en est rien cependant, car on retrouve ces caractères dans toutes les larves, et sur les cellules vivantes dont l'observation est des plus aisée.

On pourrait aussi se demander quelle est l'origine de ces noyaux. La réponse est facile. Sur les petites larves on rencontre tous les intermédiaires entre les noyaux des extrémités et ceux du milieu. Peu à peu le boyau s'efface, le noyau lui-même se rétrécit et perd la régularité de ses contours à cause du plissement de sa membrane; à la fin la nucléine ne forme plus à l'intérieur qu'une masse compacte et homogène, à peu près comme cela se présente dans la tête des spermatozoïdes (2).

Cependant, malgré cet état de dégradation de l'élément nucléinien, les noyaux de l'aphrophore se divisent, comme on peut le voir sur la FIG. 7, *b, c, d*. Pendant ce phénomène la nucléine ne subit aucun changement; le boyau ne se reconstitue pas. Le noyau s'allonge et s'étrangle; puis, avant que le sillon ait pénétré jusqu'au centre, les deux lobes s'écartent l'un de l'autre *c*, en étirant la portion *f* qui continue néanmoins à les rattacher. Lorsque cette portion est dégagée de nucléine on y découvre une structure intérieure. Elle est en effet formée de filaments parallèles restant incolores sous l'action du vert de méthyle, et dont l'ensemble simule le fuseau achromatique qui relie les couronnes polaires lors de la division indirecte. Ce faisceau est facile à distinguer du protoplasme environnant, parce qu'il reste limité par la membrane persistante du noyau. Inutile d'ajouter qu'il représente le caryoplasma, devenu visible par la séparation et l'accumulation de la nucléine aux deux pôles.

(1) Voir plus haut, p. 193.

(2) Ces faits viennent à l'appui de notre manière de voir sur l'origine de la nucléine amorphe dans les noyaux les plus divers (*Biologie cellulaire*, p. 221 et sqq.)

Les deux moitiés colorées s'éloignent considérablement l'une de l'autre *d*, en repoussant le protoplasme devant elles; enfin le fuseau *f*, étiré de plus en plus, se coupe à sa partie médiane. Peu à peu les prolongements qui résultent de cette séparation violente s'arrondissent, grâce sans doute à l'élasticité de la membrane nucléaire autant qu'à la dilatation subséquente des nouveaux noyaux, et ceux-ci deviennent semblables au noyau primitif *e*.

III. *Épithélium intestinal* des crustacés, tels que : l'*Oniscus asellus*, les *Ligia*, l'*Armadillo asellus*, les *Idotea*, les *Cirolana*, etc.

Il n'est pas rare de rencontrer dans les cellules si remarquables de l'intestin de ces petits êtres des noyaux en voie d'étranglement manifeste; on les remarque, sans les rechercher à dessein, parce qu'ils sont volumineux. Les choses s'y passent comme nous les avons décrites sur l'épithélium de l'aphrophore FIG. 9, nous n'y reviendrons donc pas. Pour ce qui concerne le cloporte, le lecteur peut jeter les yeux sur les FIG. 1 à 3 de la Pl. I. Bien que ces figures soient tirées du testicule, elles représentent *exactement* ce qui se voit dans le noyau des cellules intestinales quant aux phénomènes de la division.

C'est à l'étranglement du noyau, et nullement à la caryocinèse, que les cellules de l'intestin des isopodes, etc. sont redevables de leur multinucléarité si fréquente. Les *Cirolana* sont des plus remarquables sous ce rapport. On y rencontre dans presque toutes les cellules de 10 à 30 noyaux parfaitement constitués, et dont plusieurs souvent subissent en même temps la division directe.

IV. *Fibres musculaires.*

Les noyaux des fibres musculaires adultes de tous les arthropodes que nous avons examinés se divisent par voie directe, quelle que soit d'ailleurs la position, soit centrale soit périphérique, qu'ils occupent à l'intérieur de la cellule. Nous ne pourrions mieux comparer leur segmentation qu'à celle des noyaux des cellules des characés(1). C'est assez dire qu'elle est irrégulière, assez souvent moriforme, et qu'elle semble revêtir un caractère de vétusté; nous ne nous arrêterons pas davantage à ces phénomènes qui sont connus.

B. Tissus actifs.

Jusqu'ici nos observations n'ont porté que sur des tissus fixes et permanents. Pour être intéressants les exemples de multiplication directe du

(1) Voir les figures de JOHNSON; Bot. Zeit., 1881. — Voir aussi la fig. 76 de la *Biologie*.

noyau qu'ils nous ont offerts n'ont cependant rien d'étonnant, car des faits semblables se présentent aussi fréquemment dans tous les parenchymes adultes des végétaux. Ceux qu'il nous reste à décrire frapperont davantage le lecteur, parcequ'ils n'ont pas encore été constatés avec certitude.

Nous voulons parler de quelques cas de division directe du noyau observés dans les tissus embryonnaires, ou en voie de prolifération active : les cæcums testiculaires, la plaque ventrale de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus* et les fibres musculaires non encore différenciées de la larve du même animal.

I. Tubes testiculaires.

Il nous a paru utile de relater un certain nombre de faits qui nous ont vivement frappé depuis longtemps en observant les cellules testiculaires des crustacés, spécialement celles des isopodes.

Chez l'*Oniscus asellus*, au moment de la plus grande activité cellulaire préluant à la formation des spermatozoïdes, on ne rencontre pour ainsi dire que des noyaux en voie d'étranglement ou de division acinétique. Les figures caryocinétiques y font le plus souvent défaut. Depuis trois ans nous n'en avons rencontré que deux, une couronne équatoriale et une couronne polaire qui sont reproduites dans la PL. VI, FIG. 227; et cependant nos observations ont été nombreuses et pratiquées à toutes les époques de l'année.

Nous avons constaté les mêmes phénomènes sur plusieurs animaux du même groupe, sur les *Idotea* en particulier. La division directe est très fréquente chez ces derniers, et s'y fait normalement. Nous n'y avons point remarqué de caryocinèse, mais nous devons ajouter que nos observations sur ces crustacés, bien que faites sérieusement, ont été beaucoup moins nombreuses que sur l'*Oniscus*. Chose remarquable, chez les *Idotea* la multinucléarité des grandes cellules qui vont se transformer en autant de faisceaux de spermatozoïdes est due exclusivement à la segmentation successive du noyau primitif. Celui-ci se divise en deux, puis en quatre, etc., avec une régularité qui rappelle la caryocinèse; mais cette division n'est accompagnée d'aucune modification intérieure, le noyau s'étrangle, voilà tout.

Ces faits sont d'autant plus singuliers que dans un genre voisin, le genre *Armadillo*, les figures caryocinétiques sont fréquentes; tandis que les cas de division directe y sont beaucoup plus rares.

On trouve également des noyaux en voie de segmentation binaire et normale dans le testicule de plusieurs décapodes, tels que : le *Xanto rivulosus*, la *Lupa hastata*, l'*Inachus scorpio*, la *Pirimela denticulata*, la *Dorippe lanata*, l'*Acanthonyx lunulatus*, l'*Ethusa mascarone*, une *Porcellana*, etc. Les cellules des acini du testicule encore peu développé de l'*Astacus fluvia-*

tilis présentent aussi des noyaux en voie de division directe (1); cette division est souvent inégale, l'un des noyaux étant plus volumineux que son congénère. Dans tous ces animaux on rencontre en outre de nombreuses figures caryocinétiques.

Quant au *processus* de cette division il ne présente rien de saillant. La FIG. 4 de la PL. I représente les noyaux de l'*Oniscus* au moment de leur multiplication la plus active. L'étranglement, d'abord très large *a* et *b*, se resserre un peu en progressant et en coupant les filaments nucléiniens, de telle sorte que les nouveaux noyaux se touchent par une surface plane lorsque la division est achevée. Nous ferons seulement remarquer l'irrégularité habituelle du sillon séparateur; souvent en effet il est plus accentué ou marche plus vite d'un côté que de l'autre *c*; il est même parfois unilatéral FIG. 5, *a*. En général on n'observe que la division binaire. Notons encore que les noyaux pendant leur segmentation ne présentent aucun changement notable dans la forme ou la distribution des anses nucléiniennes. C'est à peine si l'œil y découvre sous l'étranglement une légère orientation semblable à celle qui est représentée dans la FIG. 2, PL. I; mais cette orientation est loin de se marquer sur tous les noyaux. Sous l'action du vert de méthyle, ceux-ci ne se colorent d'ailleurs pas plus intensément qu'à l'état de repos.

Dans les autres groupes d'arthropodes la division directe du noyau des cellules testiculaires est beaucoup plus rare.

En effet nous n'en avons recueilli chez les insectes que sept ou huit exemples, dont deux particulièrement remarquables dans les sauterelles et les libellules.

Nous n'en avons point rencontré chez les arachnides ni chez les myriapodes (2).

Mais en revanche nous avons constaté à plusieurs reprises la segmentation du nucléole-noyau des *Lithobius*. Cette segmentation s'exécute comme celle d'un noyau ordinaire. Le nucléole s'étrangle en s'allongeant modérément. Ensuite les deux lobes s'éloignent et restent unis par une portion intermédiaire qui s'effile en se striant, à peu près comme dans l'aphrophore, PL. I, FIG. 12; ou bien ils restent en place pour être coupés par un sillon linéaire FIG. 13.

(1) En ce point nos observations confirment donc celles de SABATIER.

(2) Nous sommes loin de nier l'existence de la division acinétique dans ces divers groupes. LEYDIG (*Untersuch. 7. Anat. u. Phys. d. Thiere*, 1883) représente Taf. VII, fig. 81 c, un noyau de *Lithobius* en voie de division directe à l'aide d'une plaque transversale. Nous tenons à être d'autant plus réservé sur ce point que plusieurs observateurs ont signalé depuis longtemps l'existence de la division acinétique dans le testicule des animaux étrangers aux arthropodes. Nous avons nous-mêmes constaté ce mode de division dans des espèces assez nombreuses. Chez un jeune individu de *Scyllium canicula*, par exemple, nous avons rencontré au sein de nombreuses préparations des centaines de noyaux à toutes les phases de la segmentation binaire; c'est là un fait certain.

C'est à ce genre de division qu'il faut rattacher la présence assez fréquente de noyaux multinucléolés chez les chilopodes. On remarquera que de pareils noyaux simulent à s'y méprendre des *cellules* à plusieurs noyaux véritables.

L'étude des figures caryocinétiques du *Lithobius* nous a fait remarquer un autre détail qui trouve ici sa place, et qui est indiqué dans la FIG. 218 de la PL. VI. Cette figure représente un noyau dans lequel on aperçoit un fuseau parfaitement développé et des bâtonnets de nucléine accumulés vers les pôles. La membrane s'est maintenue. Elle possède un double contour très net, plus net même que d'habitude, et elle n'a évidemment subi aucune modification pendant que les phénomènes précédents se passaient. On se croirait en présence du noyau en division de certains protistes. Malheureusement, n'ayant point trouvé de noyau semblable en voie d'étranglement, nous ne pourrions décider si ces sortes de figures sont destinées à produire deux noyaux, ou seulement deux nucléoles-noyaux.

II. Embryon et larve de l'hydrophile.

1° En examinant de jeunes embryons de ce coléoptère, extraits de l'œuf avant la ponte, dans le but de découvrir les figures caryocinétiques des boyaux striés, nous avons trouvé quatre noyaux en voie de division directe dans les cellules de la plaque ventrale.

Ces noyaux s'allongent, deviennent panduriformes, et bientôt l'étranglement équatorial les coupe en deux moitiés égales et contiguës PL. I, FIG. 11, sans qu'aucun mouvement ne se manifeste dans leur intimité. Malgré tous nos soins, nous n'avons pu découvrir la moindre trace de figure caryocinétique dans les quelques embryons qu'il nous fut donné de soumettre à l'examen. Les circonvolutions si nombreuses et si serrées du noyau seraient-elles un obstacle à l'apparition de ces figures? On peut le croire, mais ce n'est là qu'une hypothèse (1).

2° Nous ajouterons un mot seulement concernant les phénomènes que nous avons observés dans de très jeunes larves sur les noyaux des fibres musculaires intestinales qui n'étaient pas encore entièrement différenciées. Nous avons représenté ces fibres dans la FIG. 38, p. 193 de notre *Biologie cellulaire*. On peut voir dans cette figure que le réticulum musculaire commence seulement à s'organiser çà et là, et que la myosine se localise dans les cases déjà formées.

Le noyau au repos de ces cellules, PL. VII, FIG. 268a, se distingue

(1) Nous avons regretté de ne pouvoir examiner que trois de ces jeunes plaques ventrales. De l'absence de figures caryocinétiques nous sommes loin de conclure à la négation de la division indirecte. Pour légitimer une conclusion aussi invraisemblable l'étude d'un grand nombre d'objets, considérés à des stades différents, est tout-à-fait indispensable. Nous ne faisons que consigner des faits. On verra bientôt d'ailleurs que BÜTSCHLI a constaté l'existence de la division indirecte dans les cellules blastodermiques d'une mouche.

par l'aspect de son boyau nucléinien; celui-ci porte alternativement des renflements accentués et des portions amincies. Le caryoplasma est riche en fines granulations. Or parmi ces noyaux il en est qui entrent en division, ainsi qu'on peut le voir en *b* de la même figure. Leur portion plasmatique s'éclaircit par la fusion des granules, et en même temps elle se transforme en un grand nombre de filaments parallèles, d'une grande délicatesse et qui convergent vaguement vers deux pôles opposés. La membrane nucléaire est encore aussi épaisse et aussi visible qu'à l'état de repos. Le cytoplasme ne porte pas d'asters près des pôles.

L'aspect de ces noyaux nous a fait songer tout d'abord à une caryocinèse, mais les recherches les plus minutieuses ne nous ont fait découvrir aucune figure caryocinétique marquant un stade ultérieur. En revanche nous avons observé deux noyaux semblables en voie d'étranglement, comme ceux des FIG. 8*b* et 4*a* de la PL. I; le sillon resserrait à la fois les anses du boyau et les filaments plasmatiques, et avait pénétré profondément. En présence de ces faits, ne faut-il pas admettre que ces noyaux étaient en voie de division directe, malgré les changements qui s'étaient opérés si visiblement dans leur intimité? Nous le croyons. On constate d'ailleurs de pareils phénomènes chez maints protistes.

III. Cellules graisseuses.

On rencontre aussi la division acinétique du noyau dans le tissu adipeux des arthropodes et, d'un autre côté, nous n'y avons jamais remarqué de figure caryocinétique.

Les noyaux de ce tissu sont variables suivant les cellules. Dans les cellules jeunes, FIG. 269 à 273, PL. VII, il est petit et son filament est mince. Mais assez souvent, par exemple chez l'éristale, le géotrupe, etc., le filament se pelotonne et prend la forme d'un nucléole-noyau entouré d'une auréole de caryoplasma réticulé FIG. 289, *x*. Les cellules jaunes⁽¹⁾, ou intercalées, possèdent un noyau volumineux et entièrement rempli par un boyau plus épais et plus riche en nucléine FIG. 282 et 283.

Or ces deux sortes de noyaux se divisent par voie directe. L'étranglement qui les coupe se caractérise en ce qu'il est généralement étroit; on trouve en effet peu de noyaux franchement panduriformes. Lorsqu'il est achevé les deux moitiés sont accolées par une large surface, et leur séparation s'indique seulement par un léger sillon. Peu à peu cependant les deux nouveaux noyaux s'écartent et s'éloignent lentement l'un de l'autre.

Notons en outre deux particularités.

Lorsque l'élément nucléinien est pelotonné au centre du noyau sous

(1) Voir au Chapitre suivant la constitution du tissu graisseux.

la forme d'un nucléole, c'est lui qui entre tout d'abord en division; cette division est achevée dans la FIG. 287, x. L'étranglement du noyau ne se fait que postérieurement, du moins dans le géotrupe et l'éristale; il est encore à son début dans la figure précitée.

Habituellement le sillon coupe le noyau suivant un plan perpendiculaire à son grand diamètre. Il en est autrement dans les cellules intercalées; sur les dix ou douze noyaux que nous y avons surpris en division, l'étranglement était parallèle au grand axe, comme on l'a indiqué dans la FIG. 282.

La segmentation du noyau peut se répéter un certain nombre de fois avant la division du protoplasme : aussi les cellules multinucléées, possédant de 2 à 10 noyaux et plus, y sont-elles fort nombreuses.

CHAPITRE II.

DIVISION DIRECTE DU PROTOPLASME.

Des faits que nous venons d'exposer nous pouvons tirer la conclusion suivante : chez les arthropodes *les noyaux peuvent se multiplier par voie directe, dans les tissus jeunes et actifs aussi bien que dans les tissus adultes, et cela d'une manière qu'on doit parfois qualifier de normale*. Remarquons aussi que les noyaux qui se multiplient de cette façon ont, comme ceux qui entrent habituellement en caryocinèse, conservé tous leurs caractères originaux. Ce ne sont pas en effet des corps irrégulièrement lobés, moriformes et déjà fortement sillonnés, tels que ceux des vertébrés⁽¹⁾, des characées⁽²⁾, des ophioglossées⁽³⁾ que nous avons vu entrer en division, mais des corps dont la forme typique, ovale ou sphérique, s'était généralement maintenue. Le sillon séparateur y naît à un moment donné et y progresse aussitôt d'une manière continue et relativement rapide; il rappelle jusqu'à un certain point par ses allures celui qui intervient dans la division ordinaire du protoplasme. Sous ce rapport la segmentation du noyau est donc aussi remarquable.

Mais elle l'est plus encore à un autre point de vue que nous devons maintenant examiner : *elle est assez souvent suivie, comme la caryocinèse elle-même, de la segmentation du protoplasme*.

Cette question de la multiplication cellulaire par voie directe est pleine d'actualité. PFITZNER⁽⁴⁾, ayant constaté par des observations nombreuses l'existence générale de la caryocinèse dans les vertébrés, est visiblement enclin à nier l'existence d'un autre mode de division. D'autres auteurs sont

(1) Voir dans FLEMING : *Zellsubst.*, etc., p. 349 et sqq.

(2) JOHOW : *Die Zellk. v. Chara foetida* : Bot. Zeit., 1881, p. 729, Taf. VII.

(3) TREUB : Archives néerlandaises, 1880

(4) PFITZNER : *Beobacht. üb. weit. Vorkommen d. Karyokin.* etc., Archiv f. mik. Anat., 1881, p. 132.

plus réservés dans leurs affirmations. FLEMMING après avoir passé en revue et apprécié dans son ouvrage (1) les observations faites à ce sujet conclut en disant : qu'en dehors du cas signalé par RANVIER (2) sur les leucocytes du *Siredon pisciformis* la science ne possède aucun cas certain de multiplication cellulaire par le procédé direct. Les observations de LAYDOWSKI (3) sur les leucocytes des batraciens sont venu confirmer celles de RANVIER. Récemment NUSSBAUM (4) a admis l'existence de la division directe pendant la reformation de l'épithélium de la cornée de la grenouille enlevé par le rasoir. Enfin E. VAN BENEDEN et C. JULIN (5) et SABATIER (6) ont aussi fait mention de ce mode de division. Les premiers affirment qu'ils ont des raisons sérieuses de croire que la multiplication des « spermatomères » de l'*Ascaris megalcephala* peut se faire aussi par voie directe; mais ils ajoutent que leurs observations ne sont pas suffisantes pour leur permettre de se prononcer définitivement sur ce point. Pour SABATIER, à en juger par la teneur d'une note trop succincte, la division directe serait seule en jeu dans la spermatogénèse des décapodes; ce qui est une erreur manifeste, comme on le montrera plus loin.

On le voit, si la division directe s'exerce dans les cellules libres et mobiles, telles que les globules blancs, rien encore ne nous autorise à l'admettre sans conteste pour les tissus ordinaires des animaux. Quant aux plantes, STRASBURGER (7) ne craint pas d'affirmer de son côté que « dans les végétaux supérieurs la division directe du noyau n'est jamais suivie de la division cellulaire (8). »

S'il en est ainsi, ce qui se passe dans les arthropodes n'en est que plus digne de fixer notre attention.

La seule indication que nous possédions sur la division directe du protoplasme dans ce groupe, à part la note de SABATIER, nous est fournie par SCHENK (9). Les observations de ce savant ont porté sur les cellules péri-

(1) FLEMMING : *Zells. Kern und Zellth.*, 1882, p. 347 et 354. — Voir aussi son récent article : *Studien üb. Regener. d. Gewebe*; Archiv. f. mik. Anat., t. XXIV, 1884, pp. 72 à 75, où il donne toute la bibliographie concernant la division directe des leucocytes.

(2) RANVIER : *Traité technique d'Histologie*, p. 161 et sqq. D'autres auteurs avaient déjà fait des observations analogues; voir p. 75 de l'article de FLEMMING, loc. cit.

(3) LAYDOWSKI : *Mik. Untersuch. einiger Lebensvorgänge d. Blutes*; Virchow's Archiv, 1884, Heft 1, p. 86, Taf. V, fig. 11, III, IV.

(4) M. NUSSBAUM : *Sitzungsb. b. niederrh. Gesell. in Bonn*, 1882, pp. 182 et 183, et 1883, pp. 110 et 187.

(5) E. VAN BENEDEN et C. JULIN : *Bull. de l'Acad. roy. des Sc. de Belgique*, 1884, n° 4, p. 325.

(6) SABATIER : *Sur la spermatogénèse des crust. décap.*; C. R., 9 Fév. 1885.

(7) STRASBURGER : *Ueb. d. Theilungsvorgang der Zellkerne, etc.*, Archiv f. mik. Anat., 1882, t. XXI, p. 581.

(8) Lorsque nous parlerons des protistes, nous verrons que chez eux au contraire la cellule se segmente habituellement à la suite du noyau.

(9) SCHENK : *Bildung d. homolog. Zwischensubst. am Eichen d. Wirbellosen*; Mitth. a. d. embryolog. Institut, Wien, 1882, p. 95.

phériques et sous-membranaires de l'œuf de la *Periplaneta orientalis*. La description et les figures qu'il en donne ne sont malheureusement pas très explicites, comme le fait remarquer FLEMMING avec raison (1). Nous croyons cependant qu'il faut plutôt les interpréter dans le sens d'une division directe que dans le sens d'une division indirecte, si nous tenons compte de nos propres observations sur les arthropodes; nous avons déjà dit en effet que nous n'avions jamais rencontré de caryocinèse dans leurs tissus différenciés.

Quoi qu'il en soit, l'existence de la plasmodiérèse acinétique ne nous paraît pas douteuse chez ces êtres. Les recherches assez étendues que nous avons faites sur ce sujet nous ont permis de recueillir les exemples les plus démonstratifs de ce mode de division (2). Nous en avons trouvé deux sur la capsule ovarique de la *Gryllotalpa*, trois sur les tubes de MALPIGHI PL. I, FIG. 7, ♂ et autant sur l'épithélium intestinal FIG. 9, ♂ de l'*Aphrophora*; enfin un nombre assez considérable sur le même épithélium chez les *Oniscus*, les *Ligia* et plusieurs autres crustacés édriophthalmes.

Les tissus jeunes et en voie de prolifération active peuvent aussi en présenter. C'est ainsi que nous avons rencontré deux cellules de la plaque ventrale de l'embryon de l'hydrophile en voie de segmentation acinétique des mieux caractérisée; l'une d'elles est représentée sur la PL. I, FIG. 11.

Quant aux cellules testiculaires, ce genre de division y est beaucoup plus commun, et il s'y exécute normalement à une certaine période de leur évolution, du moins chez plusieurs animaux. Chez l'*Asellus aquaticus* et le *Gammarus pulex*, par exemple, les grandes cellules du testicule se multiplient par voie directe, tandis que les petites cellules, issues des premières, subissent la caryocinèse. L'inverse a lieu dans d'autres groupes. Chez le *Crangon cataphractus* les cellules jeunes et volumineuses présentent de magnifiques images caryocinétiques pendant un certain nombre de générations, mais elles semblent ensuite ne plus se multiplier que par voie directe. Enfin chez l'*Oniscus* toutes les cellules sont envahies par la division acinétique; en effet au moment où elles se segmentent avec la plus grande activité on n'y trouve pour ainsi dire, comme nous l'avons vu, que des noyaux étranglés PL. I, FIG. 5.

Un mot d'abord sur ces divers exemples; nous parlerons ensuite des cellules graisseuses.

(1) FLEMMING : *Zellsubst.*, etc., p. 347.

(2) La manière dont nous nous exprimons dans ces pages indique assez que nous sommes loin de prétendre que toutes les cellules entrent en division après la segmentation du noyau. Il s'en faut en effet de beaucoup qu'il en soit ainsi, car on rencontre souvent des cellules multinucléées dans les tissus des arthropodes aussi bien que dans ceux des autres animaux et des végétaux.

I.

Dans tous les cas que nous venons d'énumérer, les phénomènes de la plasmodiérèse sont fort simples. Ils se résument dans l'apparition d'un étranglement équatorial qui se propage insensiblement jusqu'au centre de la cellule; la plaque cellulaire nous a généralement paru faire défaut⁽¹⁾. Tantôt le sillon progresse régulièrement sur tout le pourtour de la cellule FIG. 9, φ et FIG. 5, b ; tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, il s'enfonce plus d'un côté que de l'autre FIG. 2, 3 et 5, a , et peut même devenir unilatéral.

Nous avons signalé les mêmes phénomènes sur le noyau. La plasmodiérèse ne présente donc rien de bien intéressant sous ce rapport.

Nous appellerons seulement l'attention sur les modifications assez curieuses qui surviennent dans le cytoplasme de la partie médiane des tubes de MALPIGHI de l'aphrophore. Avant la division, la cellule est *monocentre* FIG. 7, a ; les trabécules du réticulum rayonnent avec une régularité saisissante du noyau à la périphérie. Mais cette disposition change avec la segmentation du noyau, la cellule devient *dicentre*. Ne dirait-on pas, à l'inspection des cellules b , c , d que les nouveaux noyaux en s'éloignant l'un de l'autre repoussent devant eux les trabécules dirigées vers les pôles, tandis qu'ils étirent fortement celles qui leur sont attachées latéralement? Il en résulte qu'une nouvelle disposition rayonnée se manifeste à l'entour de chacun d'eux. Ces faits sont faciles à observer sur le vivant. Ils se remarquent d'ailleurs sur les cellules qui resteront multinucléées aussi bien que sur celles qui entreront en division, car on trouve dans les cellules qui possèdent de deux à quatre noyaux autant de rayonnements distincts. La segmentation ne fait pour le reste, comme on peut le voir en φ , que couper les fils latéraux sans rien changer à la distribution générale du réticulum plasmatique.

La constatation de ces faits nous a paru importante. Ils prouvent à l'évidence que la caryocinèse, et en particulier la formation des asters⁽²⁾, n'est nullement nécessaire pour amener la création de nouveaux centres dans la masse plasmatique, puisque la segmentation acinétique du noyau suffit pour les produire. Cette influence du noyau est palpable dans les cellules hyalines de l'aphrophore; elle le serait peut-être au même degré sur d'autres objets si les nombreux granules de l'enchylème ne venaient masquer leur réticulum et empêcher l'œil de l'observateur de pénétrer dans leur intimité.

(1) Nous devons cependant faire nos réserves sur ce point au sujet des cellules testiculaires. A plusieurs reprises nous avons cru y distinguer une plaque cellulaire analogue à celle des cellules graisseuses. (V. plus loin).

(2) Les asters exercent en effet une influence marquée sur la distribution du réticulum plasmatique, ainsi qu'on le verra dans la *Seconde Partie*.

Mentionnons encore le détail suivant : la fidélité avec laquelle la division des cellules de la *Gryllotalpa* se calque sur l'ancien schéma de REMAK. On y remarque en effet trois étranglements successifs : ceux du nucléole, du noyau et du protoplasme, sans intervention de la caryocinèse.

Les exemples de cytodiérèse acinétique que nous venons de relater méritaient d'être étudiés avec soin ; aussi leur avons-nous accordé toute notre attention.

Sans vouloir exagérer les difficultés qu'ils offrent à l'observateur, il faut avouer néanmoins qu'ils sont moins faciles à constater avec certitude que les cas de division indirecte. Les figures caryocinétiques, plus encore que la teinte foncée imprimée au protoplasme par les réactifs durcissants, par l'acide osmique en particulier, frappent immédiatement l'œil exercé ; mais les noyaux et les cellules en voie de division directe ne présentent rien de semblable, aucun caractère particulier ne les désigne à l'observation. Ensuite l'étranglement protoplasmique, souvent très étroit, se dessine sous la forme d'une ligne peu marquée qui échappe facilement lorsque les cellules se pressent ou se touchent, comme dans les épithéliums. L'étranglement du noyau ne se voit pas non plus sans peine, surtout lorsqu'il a progressé profondément, à cause des granules du cytoplasme⁽¹⁾. Ajoutons à ces difficultés l'impossibilité où l'on se trouve presque toujours de distinguer *sûrement* les deux modes de division lorsque les nouveaux noyaux sont achevés et que les figures caryocinétiques ont disparu ; c'est avec raison que FLEMMING (l. c.) allègue cette impossibilité pour mettre en doute certains cas de division directe signalés par les auteurs. Or, la division du protoplasme peut commencer alors seulement aussi bien que plus tôt.

Mais chez les arthropodes ces difficultés sont moins grandes, et d'ailleurs l'observateur peut les vaincre.

D'abord les cellules de ces êtres sont grandes et leurs noyaux volumineux ; ceux-ci sont généralement riches en nucléine et se colorent fortement par le vert de méthyle, ce qui les rend encore plus discernables. Les éléments des tubes de MALPIGHI de l'aphrophore, FIG. 7, PL. I, sont transparents. Dans les testicules les cellules sont libres ou le deviennent facilement sans lésion. Les petites cellules testiculaires de l'*Oniscus*, etc. sont plus délicates ; il faut les traiter avec beaucoup de précaution pour empêcher leur protoplasme de se désagréger. C'est pourquoi l'on rencontre dans la plupart des préparations une foule de noyaux qui sont mis en liberté et dont l'observation

(1) Ces diverses raisons sont de nature à faire penser que la division directe n'est *peut-être* pas aussi rare qu'on le croit généralement.

est par conséquent des plus facile. La FIG. 4 de la PL. I représente de pareils noyaux. Ici tout doute est écarté. C'est bien par un simple étranglement que le noyau se segmente, on en voit aisément toutes les étapes. Il ne faut pas non plus se donner beaucoup de peine pour constater l'étranglement du noyau et celui du protoplasme dans les grandes cellules intestinales de l'*Oniscus* et des *Ligia*, ou dans celles du canal déférent du cloporte FIG. 1, 2, 3, PL. I. Pour lever toute incertitude dans les cas qui paraîtraient douteux, il suffit de placer ces éléments dans l'acide chlorhydrique au 1000^e, ou dans le liquide digestif artificiel (1). L'enchylème se dissout, mais le noyau ainsi dégagé se maintient dans toute son intégrité avec l'étranglement qu'il porte au centre de la cellule, comme on le voit sur la PL. I, FIG. 2. L'inflexion de la membrane nucléaire à l'équateur est rendue plus évidente encore en enlevant la nucléine par un réactif approprié et qui n'y produit pas de gonflement.

Enfin la plasmodiérèse se présente parfois avec des caractères qui sont à eux seuls suffisants pour entraîner la conviction. Il en est ainsi, par exemple, lorsque les deux étranglements sont contemporains, c'est-à-dire lorsque l'étranglement du protoplasme s'exécute avant que celui du noyau ne soit complètement achevé, ainsi qu'on le remarque dans les FIG. 2, 5 et 11 de la PL. I. Si l'on ne rencontrait que des cas analogues à ceux de la FIG. 7, 7, ou de la FIG. 9, c où les noyaux nouveaux sont formés et séparés l'un de l'autre avant l'apparition du sillon 7, on pourrait se demander si ceux-ci ne sont pas nés par voie cinétique, mais cette question ne peut plus être posée en présence des cellules qui subissent à la fois les deux segmentations. C'est pourquoi nous avons tenu à en représenter quelques-unes, prises sur divers objets, dans les FIG. 2, 5 et 11. La FIG. 11 provenant de la plaque ventrale d'un jeune embryon d'hydrophile est particulièrement remarquable; elle démontre d'une manière péremptoire que la division acinétique peut s'exercer dans les tissus embryonnaires.

Nous avons vu avec la plus grande clarté la division simultanée dont nous parlons sur deux cellules vivantes du canal déférent du cloporte; l'une de ces cellules a été représentée dans la FIG. 2, après avoir été soumise à l'action du suc digestif artificiel.

(1) *Biologie cellulaire*, p. 94, n° 59. — Voir aussi fig. 41, p. 196 du même ouvrage.

II.

Cellules grassieuses; Pl. VII, Fig. 269—290.

Les cellules du tissu grassieux des arthropodes ont droit à une mention spéciale. Leur plasmodiérèse présente en effet des caractères du plus haut intérêt : elle se fait à la fois *par voie directe et avec l'intervention d'une plaque cellulaire*.

1° *Organisation des cellules.*

Les cellules grassieuses possèdent des aspects variés.

Les unes semblent avoir conservé certains caractères de jeunesse, et sont pauvres en enclaves; nous les appellerons : « cellules jeunes. » Ce sont les cellules péricardiaques (*Pericardialzelle*) de GRABER (1). Les autres sont chargées d'enclaves et paraissent plus avancées dans leur évolution; elles constituent le tissu grassieux proprement dit. Un mot sur ces deux catégories de cellules.

a) Le protoplasme des cellules jeunes, d'apparence homogène, est hyalin ou diversement coloré : en jaune, brun, vert, orangé ou rouge, suivant les espèces, FIG. 269 et 284. Il se creuse ensuite assez souvent de vacuoles et se charge de corpuscules jaunâtres ou brunâtres, irrégulièrement granuleux FIG. 270, 275, etc. L'accroissement ultérieur des vacuoles détermine à leur périphérie l'apparition d'un liséré membranoïde, formé de mailles repoussées et chargées de granules plasmatiques FIG. 276, *v*. Les corpuscules jaunes sont souvent accumulés en sphérules irrégulières et placées au milieu d'une grande vacuole (2). C'est alors que la membranule de celle-ci se marque

(1) V. GRABER : Archiv f. mik. Anat., t. IX, 1873, p. 173 et sqq. — GRABER a ainsi nommé ces cellules parce que, d'après lui, elles seraient localisées près du vaisseau dorsal sous la forme de deux lames latérales continues, ou ça et là interrompues. Il est certain que c'est bien là le lieu de prédilection de ces éléments. Cependant nous en avons rencontré ailleurs : par exemple dans le pied d'une *Lepas*, autour du rectum des larves de libellules, etc.

(2) Ces enclaves jaunes, roses, etc. représentent des urates teintés par la matière colorante contenue dans le protoplasme. Les urates sont, comme on le sait, très répandus dans le tissu grassieux des arthropodes et les organes lumineux des lampyres, — qui ne sont probablement qu'une dépendance du tissu grassieux ainsi que LEYDIG l'a avancé le premier. — Ils s'y déposent en cristaux, en sphérocristaux et en concrétions diverses, incolores ou teintés comme nous l'avons dit. Ces corps ont été signalés en 1855 (Archiv f. Anat. u. Phys., p. 464) par LEYDIG qui y est revenu souvent dans ses publications ultérieures; mais leur nature uratique a été constatée chez les lampyres par KELLIKER, en 1857 (Monatsb. d. Ak. d. Wiss. zu Berlin). Max WEBER a traité récemment le même sujet (Archiv f. mik. Anat., t. XIX, 1881, p. 610), et il a donné en même temps les caractères microchimiques des urates (p. 612).

Les urates sont peu abondants dans les jeunes cellules, mais leur quantité augmente avec l'âge dans les cellules à graisse. C'est avec raison que GRABER (l. c.) et WIELOWIEJSKI (Zeits., etc., l. c. infra, p. 391) font remarquer l'abondance des produits uratés dans les cellules d'où la graisse a disparu en totalité ou en partie, au moment de la métamorphose en insecte parfait; nous avons constaté le même phénomène chez plusieurs papillons (*Pieris*, *Chelonia*, etc.).

avec le plus de netteté FIG. 275, 276, 288, c; elle ressemble parfois à s'y méprendre à un mince cordon protoplasmatique, ou encore à une plaque cellulaire en formation. Les enclaves graisseuses sont rares dans ces cellules; cependant nous en avons vu ça et là quelques-unes, principalement dans les larves. WIELOWIEJSKI (1) en a vu également dans la *Corethra plumicornis*. Ce fait n'a d'ailleurs rien de surprenant, ces éléments étant destinés à devenir des cellules graisseuses.

C'est avec raison que GRABER a signalé comme un caractère particulier de ces cellules, de présenter un nombre indéterminé de noyaux; on en compte en effet de 1 à 20 et davantage. WIELOWIEJSKI a fait une observation analogue dans le diptère précité. Nous verrons que le nombre des noyaux dépend du moment auquel s'exécute la plasmodiérèse. Ces noyaux sont toujours de petite dimensions. Leur filament nucléinien est minime et pauvre en nucléine; en outre il est assez fréquemment ramassé en pelote au centre du noyau (*Kernkörperchen* de GRABER), et alors la portion protoplasmatique réticulée se montre à la périphérie avec une netteté remarquable, comme il est aisé de s'en assurer sur le géotrupe, l'éristale, etc., FIG. 289, x.

b) Le tissu adipeux proprement dit comprend deux sortes d'éléments : les cellules à graisse et les cellules jaunes intercalées (*eingesprengte Zellen* de GRABER) (2).

Les cellules à enclaves graisseuses sont connues. Nous ferons seulement remarquer les grandes variations qui existent entre elles, non seulement d'une espèce à l'autre, mais dans le même individu. Ici elles sont petites, là elles sont volumineuses. Le noyau est sujet aux mêmes fluctuations. Tantôt il est identique à celui des cellules jeunes, tantôt il prend des dimensions considérables, et son boyau devenu très épais se strie visiblement (3). Certaines cellules se divisent encore, tandis que d'autres paraissent définitivement fixées et étrangères à ce phénomène. Nous reviendrons sur ce point dans le 3^e en parlant de la constitution du tissu lui-même.

Au milieu des cellules précédentes on rencontre chez la plupart des arthropodes de grandes cellules jaunes interposées, isolées ou groupées de diverse manière FIG. 282 et 283, et qui sont en continuité organique avec elles, ainsi que nous l'avons constaté bien des fois (4).

(1) H. RITTER v. WIELOWIEJSKI ; Zool. Anz., 1883, p. 322.

(2) GRABER : L. c., p. 178 et 180.

(3) Fig. 55 de la *Biologie*.

(4) Cette continuité n'est pas douteuse. WIELOWIEJSKI (Zeits. f. wiss. Zool., t. XXXVII, 1882, Pl. XXIV, fig. 39) a représenté la liaison d'une cellule jaune avec un massif graisseux; mais si nous comprenons bien ce qu'il dit à propos des « bindegewebe hyaline Stränge » nous différons d'avis sur la nature de cette liaison.

Les cellules intercalées sont riches en protoplasme réticulé. Elles renferment un nombre considérable de très petits granules colorés et parfois aussi une grande quantité de bâtonnets incolores (cristaux d'urates?) qui sont logés dans les mailles FIG. 282. Leur noyau est volumineux et contient un boyau d'une certaine épaisseur, à circonvolutions nombreuses et riches en nucléine, mais généralement dépourvues de striation, FIG. 283. Il n'est pas rare de trouver de ces cellules en voie de segmentation.

2° Origine de ces divers éléments.

A notre avis (1), les cellules du tissu adipeux proprement dit proviennent des cellules plus jeunes des lames dorsales ou des massifs semblables, car tous ces éléments sont reliés par des prolongements cellulaires et l'on trouve toutes les transitions de l'un à l'autre. Quant aux cellules péricardiaques il est naturel de les considérer comme un résidu du tissu embryonnaire (2) qui continue à pulluler à l'instar des leucocytes, ou dont l'évolution ne s'achève qu'avec lenteur : on les trouve encore en effet dans beaucoup d'insectes parfaits. Il nous est arrivé cependant de ne plus rencontrer ce tissu, par exemple dans l'abeille xylocope où les derniers massifs s'étaient transformés, à ce qu'il nous a semblé, en cellules jaunes.

3° Constitution du tissu graisseux en général.

La disposition histologique des éléments est la même dans le tissu jeune et dans le tissu adipeux. Cette disposition est assez singulière et a été remarquée par tous les observateurs depuis LEYDIG. Il est rare que les cellules, ou les massifs, en soit libres et isolées. Cela se voit cependant; GRABER en cite plusieurs exemples, et nous avons nous-même constaté cette particularité sur les larves de certaines galles, sur la *Lepas anatifera* et sur quelques lépidoptères. Mais habituellement les éléments y sont reliés par une portion plus ou moins étendue de leur surface : tantôt sous la forme d'une cloison ordinaire, tantôt sous celle d'un prolongement, d'un col cellulaire

(1) Les opinions ont été partagées sur cette question. Comme on le voit, nous adoptons l'opinion de BÜTSCHLI (Zeits. f. wiss. Zool., t. XX, p. 558, Pl. XXVII, fig. 43) et de CLAUS (ibid., 1875, p. 266, Pl. XIV, fig. 10, S.Z.). BÜTSCHLI considère en effet la plus grande partie des cellules péricardiaques comme des cellules graisseuses encore peu développées; aux yeux de CLAUS la plupart des mêmes éléments appartiennent au tissu graisseux, seulement il leur attribue, à tort peut-être, une fonction spéciale.

(2) D'après E. MECZNIKOW (Zeits. f. wiss. Zool., t. XVI, 1866, p. 451 et 461, Pl. XXIX, fig. 28, d et 28, 1, Pl. XXX, fig. 29 et 30, c. a.), les premières cellules graisseuses de l'*Aphis rosæ*, d'abord peu nombreuses, forment bientôt par leur multiplication deux lames ou massifs de cellules serrées le long de l'*Urthorax*. C'est de là que le tissu adipeux se répand ensuite partout (Pl. XXXI, fig. 46, c. a.). Il représente les mêmes massifs latéraux chez le géophile (ibid., 1875, t. XXV, Pl. XX, fig. 8, c. a.). S'il en est ainsi, rien de plus naturel que de considérer les deux lames latérales de cellules péricardiaques comme un restant des deux massifs primitifs.

plus ou moins allongé. Or *une observation attentive fait découvrir au milieu de ce dernier un reste de la cloison primitive qui est née au moment de la division des cellules*, FIG. 269 et 290(1). Ces prolongements appartiennent donc moitié par moitié aux deux cellules qu'ils unissent; ils ne sont nullement des bras de tissu conjonctif, ainsi que l'ont pensé la plupart des auteurs qui en ont parlé sans faire mention de la cloison médiane. En outre les éléments sont ordonnés de manière à constituer un ouvrage treillissé dans les travées circonscrivent des espaces lacunaires ou méatiques de grandeur et de forme variées, FIG. 290, i.

Ces travées elles-mêmes sont de nature différente, ce sont :

- a) De simples cellules (FIG. 55, *Biologie*);
 - b) Des séries linéaires de cellules individualisées et placées bout à bout, comme celle de la fig. 283; ou enfin,
 - c) Des massifs cellulaires plus ou moins complexes FIG. 285, 289, 273.
- Pour être compris en parlant de la division cellulaire, nous sommes obligé de dire quelques mots sur la constitution des travées de cette dernière catégorie.

La manière dont les auteurs on envisagé cette constitution est loin d'être concordante. La plupart des observateurs les considèrent avec LEYDIG (2) comme des fusions de cellules, des *syncytium*; telle est encore l'opinion récente de WIELOWIEJSKI (3) et de EMERY (4). Lorsqu'ils remarquent dans ces massifs la délimitation en territoires cellulaires, ils voient dans ce fait le maintien de l'organisation primitive : les cellules ne se sont pas encore fusionnées. GRABER est le seul à notre connaissance qui ait émis un avis différent (5). Pour lui, il est vrai, toutes les travées sont également constituées par une masse protoplasmique unique renfermant un certain nombre de noyaux; mais cette masse n'emprunte pas son origine à une fusion cellulaire, elle représente une cellule dont le noyau originel s'est seul divisé : en un mot les travées sont à ses yeux des cellules multinucléées.

Il n'est point douteux pour nous que l'opinion de GRABER ne soit conforme à la réalité : il n'y a point de *syncytium*, ces prétendues fusions ne

(1) Voir aussi fig. 55 de la *Biologie*, p. 209,

(2) LEYDIG : Histologie, p. 341.

(3) WIELOWIEJSKI : Zeits., etc., t. XXXII, 1882, p. 394 et passim.

(4) EMERY : Zeits. f. wis. Zool., t. XL, 1884, p. 338 et sqq.

(5) GRABER, l. c., p. 173 et sqq., s'exprime de la manière suivante : les cellules à plusieurs noyaux, dit-il, proviennent des premières cellules à un noyau *durch unvollkommene Theilung in mehrkernige Zellfusionen*. Ce dernier mot fait songer à une fusion cellulaire, mais d'après le contexte il est clair qu'il entend par « division incomplète » la division du noyau seulement, le protoplasme restant indivis et *simulant* ainsi un *syncytium*.

sont que des *cellules plurinucléées*; seulement GRABER n'a pas observé la division du protoplasme subséquente à celle du noyau.

Cependant cette division existe, et c'est elle qui donne naissance aux massifs multicellulaires. L'existence de ces derniers n'est donc pas un témoin de l'organisation primitive et antérieure à la fusion, elle est au contraire le résultat d'un phénomène postérieur à l'apparition des noyaux multiples au sein d'une cellule unique, c'est-à-dire de la *plasmodiérèse* d'une cellule multinucléée.

Ces deux sortes de travées : les cellules multinucléées et les massifs multicellulaires existent dans le tissu jeune FIG. 273, 285, 289; il est même assez étonnant qu'aucun observateur, pas même GRABER qui avait si bien observé et interprété les cellules à plusieurs noyaux, n'ait signalé l'existence de ces dernières travées au milieu des cellules péricardiaques.

Elles existent également dans le tissu à graisse. On ne trouvera d'ailleurs pas étrange que des cellules multinucléées se remplissent d'enclaves graisseuses avant la division de leur protoplasme, si l'on songe que les cellules embryonnaires⁽¹⁾ en élaborent déjà. A cinq ou six reprises différentes nous avons trouvé également des globules de graisse dans des cellules jeunes et uninucléées qui étaient comme jetées au milieu d'autres dont le protoplasme était resté homogène.

Nos observations nous permettent d'affirmer que les cellules multinucléées sont beaucoup plus fréquentes dans les jeunes larves que dans l'adulte. WIELOWIEJSKI dit aussi (2) que dans les massifs de l'organe phosphorescent de la *Lampyrus noctiluca* il n'est pas parvenu à saisir la limite des cellules chez la larve, tandis qu'il a constaté cette limite chez l'adulte. Pour dire toute notre pensée, nous croyons que l'on a souvent regardé comme des syncytium — cellules multinucléées — des massifs pluricellulaires. La distinction des éléments est assez difficile à percevoir au milieu des enclaves graisseuses, surtout lorsque les cellules sont petites comme dans certains lépidoptères; en outre, à moins que les préparations ne sont bien fixées, les manipulations elles-mêmes opèrent la fusion. En exposant des matériaux frais et délicatement dissociés sur le porte-objets aux vapeurs d'acide osmique, et en variant les médiums : la liqueur de RIPART, l'acétate de potassium, la glycérine aqueuse, la potasse diluée, etc. (3), nous sommes généralement parvenu

(1) Voir MECZNIKOW, l. c. — GANIN (Zeitsch. f. wis. Zool., t. XIX, 1869, p. 411. — F. SPANGENBERG, Zeitsch., etc., t. XXV, 1875, Supp., p. 25.

(2) WIELOWIEJSKI : Zeits. l. c., p. 371.

(3) En employant la potasse diluée ou un autre dissolvant des urates, on éclaircit la préparation et l'on rend les cellules plus distinctes.

à constater l'individualité des cellules des travées graisseuses chez les animaux adultes. Nous sommes loin cependant de nier l'existence permanente des travées à noyaux multiples. Pourquoi une cellule multinucléée ne pourrait-elle pas rester telle toute sa vie? La plasmodiérèse de ces cellules n'est nullement un phénomène nécessaire.

Quoi qu'il en soit, les cellules multinucléées peuvent entrer en division. Il en est de même des éléments des massifs multicellulaires de récente formation qui en dérivent; ils continuent à se segmenter, mais avec moins d'activité.

A côté de ces travées il en existe d'autres qui s'en distinguent par certains caractères indiquant la fin de l'évolution. Les cellules en sont généralement plus grandes, plus gorgées d'enclaves, surtout d'enclaves uratiques, et elles ne possèdent qu'un noyau. Celui-ci a acquis un volume considérable et son boyau nucléinien se fait remarquer par son épaisseur et parfois par sa striation (1). La segmentation s'arrête dans ces cellules ou ne s'y exerce plus que de loin en loin, et pour ainsi dire à l'état sporadique comme dans les tissus adultes.

Ainsi en résumé, les travées que nous avons appelées « massifs cellulaires » sont de plusieurs sortes, elles sont formées par :

- a) Des cellules multinucléées où la plasmodiérèse pourra s'effectuer, à parler d'une manière générale;
- b) Des agrégats de cellules encore jeunes et capables de division;
- c) Enfin des agrégats semblables, mais dont les éléments ont parfait leur évolution.

4° Plasmodiérèse des cellules graisseuses.

Nous venons de dire que les divers éléments du tissu graisseux peuvent se multiplier aussi longtemps que leur évolution n'est pas achevée (2). Or,

A. Ces éléments *se multiplient par voie acinétique*. Nous avons vu en effet dans le chapitre précédent que leurs noyaux ne font que s'étrangler, et

(1) *Biologie*, fig. 55. Comme on le voit, le noyau subit des modifications remarquables pendant l'évolution tissulaire. Dans les cellules jeunes le noyau frappe l'observateur par sa petitesse autant que par la minceur et la pauvreté en nucléine du filament tortillé. Mais dans le cours de la différenciation il acquiert de grandes dimensions; en outre son boyau s'épaissit visiblement et la nucléine y devient abondante. Cependant dans les cellules hyalines, déjà volumineuses, et dans les cellules jaunes le boyau n'est pas encore strié, c'est seulement au sein des cellules graisseuses typiques qu'il acquiert çà et là cette structure particulière. Cette évolution de l'élément nucléinien est des plus intéressante. Nous y trouvons la confirmation de notre manière de voir concernant l'origine des disques nucléiniens qui produisent la striation du boyau (*Biologie cellulaire*, p. 232).

(2) Loin de nous la pensée d'affirmer que cette multiplication soit très active; elle paraît au contraire se poursuivre avec lenteur, et ne se produire qu'à des intervalles de plus en plus longs avec l'âge.

nous avons dit également que nous n'avions pu y rencontrer un seul exemple de caryocinèse, FIG. 278, 281, 282;

B. Leur plasmodiérèse s'exécute à l'aide d'une plaque cellulaire. Cette seconde partie de notre thèse demande des explications et des preuves.

La formation d'une plaque cellulaire à l'issue de la caryocinèse est un fait démontré chez les végétaux. Elle a été mentionnée également dans quelques cas chez les animaux (1). En outre on connaît depuis longtemps dans le règne végétal des exemples de division se faisant avec le concours d'une plaque qui surgit indépendamment des phénomènes caryocinétiques. Cela se voit généralement dans les cellules à noyaux nombreux des algues et des champignons : par exemple lors de la formation de la columelle à la base du sporange des mucorinées, ou de l'apparition des cloisons mycéliennes (2). Il en est ainsi encore dans le sac embryonnaire d'une foule de végétaux. Nous savons en effet, surtout depuis les travaux de STRASBURGER, que les plaques cellulaires s'établissent au sein du protoplasme de cette grande cellule multinucléée sans le concours du fuseau, la caryocinèse ayant cessé de s'y manifester, du moins en beaucoup d'endroits. Mais nous ne croyons pas qu'on ait signalé jusqu'ici un fait semblable dans le règne animal.

a) *Apparition de la plaque cellulaire.*

Cependant, à part l'absence de caryocinèse préalable, les choses se passent dans le tissu grasseux des arthropodes comme dans l'endosperme des végétaux. Non seulement la plaque s'y forme dans le protoplasme au repos, mais elle y apparaît également à des moments différents. Ici elle s'établit à la suite de la première segmentation du noyau; après que les deux nouveaux noyaux se sont séparés l'un de l'autre, on voit se dessiner entre eux une ligne un peu sombre, premier indice de la plasmodiérèse, FIG. 271, 272, 287 et 288. Ailleurs son apparition est considérablement retardée. Le noyau continue à s'étrangler pour donner naissance à des cellules multinucléées, sacs embryonnaires en miniature, FIG. 284, 290. Mais à un moment donné ces cellules subissent la segmentation, et la manière dont celle-ci s'y poursuit rappelle toutes les particularités de la formation de l'endosperme. Tantôt la segmentation est simultanée : de nombreuses plaques se forment entre tous les noyaux, qui divisent la cellule-mère en autant de cellules uninucléées FIG. 270 et 273, 285, B et 290; tantôt, et ce cas est fréquent, la

(1) Voir plus loin la *Plasmodiérèse cinétique*.

(2) Comme nous avons essayé de le démontrer dans nos *Recherches anat. et phys. sur les Champignons*, 1870; Pl. IV, fig. 1 et 2, Pl. III, fig. 4.

segmentation est à la fois simultanée et successive. La cellule-mère se partage d'abord en deux ou plusieurs cellules qui possèdent encore des noyaux nombreux, puis la division s'achève peu à peu dans chacune d'elles, FIG. 269, γ , 274, 285, A.

Peut-être ces phénomènes de multinucléarité se répètent-ils dans le tissu grasseux. Mais il nous paraît certain aussi que la division binaire se continue pendant un certain temps dans les éléments uninucléés ainsi formés. La comparaison entre les deux tissus nourriciers des végétaux et des animaux se maintient donc jusque dans les détails.

b) *Mode de formation de la plaque; sa constitution.*

En général les premiers rudiments de la plaque cellulaire apparaissent *au centre de la cellule, loin des bords, et avant qu'aucun indice d'étranglement ne se manifeste dans le cytoplasme*. Ils se dessinent sous la forme d'un disque mince dont le diamètre est d'abord assez restreint, mais qui bientôt s'élargit et s'étend de tous côtés pour gagner la périphérie de la cellule, ainsi qu'on le remarque dans les FIG. 269, γ , 274, 285 et 290.

La manière dont la plaque se joint à la membrane cellulaire est variable. Ou bien elle s'unit en ligne droite avec elle FIG. 275, 276, 283, 285, *pc*; ou bien elle se bifurque et s'infléchit à la fois vers le haut et vers le bas pour ne la rencontrer qu'en des points plus ou moins éloignés. Ce dernier cas est commun, il s'est rencontré dans la plupart des arthropodes examinés; nous l'avons indiqué dans les FIG. 270 à 272, 277 à 280, 286, 288. Enfin il arrive que, sans se diviser, la plaque se continue obliquement de façon à couper la cellule en deux moitiés fusiformes et allongées FIG. 287.

Le réseau protoplasmique de l'endosperme végétal prend à partir des noyaux une disposition rayonnée, très apparente au moment où les plaques cellulaires vont s'y former. Ici ce détail est moins marqué; on n'aperçoit généralement qu'une striation grossière dans les bandes qui séparent les noyaux. Cependant il se révèle avec évidence dans certaines cellules, telles que celle de la FIG. 283, *a*; les trabécules y rayonnent de tous côtés à partir des noyaux, et c'est à la limite équatoriale des deux rayonnements que la plaque *pc* s'établit.

La plaque est constituée comme dans les végétaux. Elle est formée par un ensemble de trabécules réticulaires du cytoplasme qui s'accroissent et présentent parfois de légers épaississements à leurs points de réunion FIG. 275, et de granules plasmatiques. Ce sont ces granules qui lui communiquent un aspect sombre et noirâtre lorsqu'ils deviennent nombreux comme dans la FIG. 283, *pc*. Au commencement les trabécules de la plaque sont à

claire-voie et difficiles à distinguer (1), mais elles se multiplient rapidement et constituent bientôt un lacis serré. On peut croire que cette multiplication est due à la fusion des granules albuminoïdes interposés et à leur transformation en filament plastinien. Pour dégager ce réticulum des granules, et le rendre plus apparent, nous avons trouvé utile de laisser séjourner les préparations bien fixées dans la glycérine aqueuse ou dans l'eau chargée de traces de pôtasse, FIG. 283, *pc'*.

Rappelons que ces plaques ont une ressemblance tellement grande avec les minces cordons protoplasmiques qui séparent deux vacuoles ainsi qu'avec le liséré périphérique qui limite l'auréole des enclaves, qu'il serait difficile dans bien des cas de les distinguer, FIG. 275. Il y a plus, nous croyons que ces dernières productions peuvent devenir partie constituante de la plaque et que les vacuoles jouent éventuellement un rôle plus ou moins important dans la formation des nouvelles membranes. Certes la plaque s'établit souvent dans des cellules dépourvues de vacuoles : témoins les FIG. 273 et 285, ou en dehors de celles-ci dans les cellules qui en renferment : à preuve les FIG. 275 et 288, cela n'est point douteux. Mais si ces faits prouvent incontestablement l'indépendance et l'autonomie de la plaque, il ne faudrait se hâter d'en conclure que les enclaves sont toujours étrangères à sa formation. Ne dirait-on pas, en jetant un regard sur les FIG. 276 et 277, que la partie centrale de la plaque cellulaire est exclusivement constituée par la lamelle qui sépare les vacuoles supérieure et inférieure, et qu'elle n'a eu ensuite qu'à se compléter à la partie périphérique? Or, les images semblables sont fréquentes. Il semble aussi parfois que la nouvelle membrane s'établit de préférence dans le liséré vacuolaire en laissant en dehors la membrane de la cellule-mère avec une certaine portion de son protoplasme. Mais il est difficile de se prononcer sur ce dernier point, précisément à cause de la ressemblance des branches incurvées de la plaque avec la membranule des vacuoles. Ces phénomènes n'offrent d'ailleurs rien de singulier, étant donnée l'identité de constitution de ces deux sortes d'éléments.

c) *Différentiation de la plaque en membrane permanente.*

Quoi qu'il en soit de la participation éventuelle des vacuoles à la naissance de la plaque cellulaire, celle-ci, une fois établie, ne tarde pas à se transformer en membrane véritable. En soi cette transformation n'a rien de remar-

(1) Les jeunes plaques se reconnaissent surtout grâce à leurs granules. Or ceux-ci se dispersent facilement dans le cytoplasme, aussi facilement que chez les algues et les champignons, sous l'influence des réactifs et des actions mécaniques, et alors la plaque passe inaperçue. La plaque doit être étudiée sur des objets vivants et sur des préparations délicatement soignées. Nous devons revenir sur ce point, ainsi que sur les diverses particularités présentées par la plaque cellulaire, dans la Seconde Partie de notre travail.

quable, elle se fait comme partout ailleurs. Les granules protoplasmiques continuent à se fusionner et à se transformer en plastine ou en élastine; c'est ainsi que l'enchylème se solidifie dans les mailles pour constituer avec les trabécules une mince lamelle résistante, homogène en apparence et à double contour. Cette lamelle est soudée intimement par ses bords avec l'ancienne membrane dont elle ne se distinguera plus désormais, ni par sa constitution organique ni par sa constitution chimique.

Néanmoins cette différenciation est accompagnée de certaines particularités dignes d'être mentionnées. Lorsque la plaque, droite ou oblique, traverse le protoplasme de part en part, elle est utilisée dans sa totalité et la cellule est partagée intégralement en deux ou plusieurs portions; de telle sorte que la membrane de la cellule-mère se retrouve tout entière dans les cellules-filles, et limite ces dernières à l'extérieur FIG. 269, 275, 282, 285, 287, 289, etc. La membrane du sac embryonnaire des végétaux devient aussi partie intégrante des premières cellules-filles qui naissent dans la couche pariétale du protoplasme. Mais quand elle est bifurquée plusieurs cas peuvent se présenter. Parfois les deux branches de la bifurcation se transforment en membrane permanente, et alors une certaine portion de la paroi et du protoplasme de la cellule-mère est séparée des cellules-filles; c'est ce qui s'est fait en y dans les FIG. 278, 281 et 286. Cette portion y disparaît avec le temps, elle est sans doute résorbée par les nouvelles cellules. Il est possible que les choses se passent de la même façon dans la FIG. 280. La partie a de la plaque y est seule différenciée, les arcs b étant encore dans leur état primitif. Si ces derniers parvenaient à se transformer en membrane permanente, la large portion y serait rejetée comme dans la FIG. 286; mais nous verrons que cette figure est susceptible d'autres interprétations.

Parfois aussi une seule branche de la bifurcation se différencie nettement a , a' , FIG. 277, l'autre s'atrophiant ou se retransformant en protoplasme ordinaire b , ou bien persistant sous la forme d'un liséré vacuolaire b' . Dans ce cas la portion y ne disparaît pas, elle continue à faire partie intégrante des cellules-filles. Enfin dans d'autres circonstances, qui ne sont pas rares d'ailleurs, aucune des branches n'est utilisée, ou du moins les arcs de la bifurcation deviennent inutiles. C'est ce qui a lieu le plus souvent lorsqu'il se fait un étranglement du cytoplasme au niveau de la plaque, comme en z dans les FIG. 272, 278 et 279. Dans la première de ces figures l'étranglement z est précoce, la plaque n'ayant pas encore subi de différenciation; en outre il est complet et repousse de tous côtés le protoplasme y vers les branches de la bifurcation. Sur la seconde, les deux arcs a sont transformés en membrane; tandis que de l'autre côté l'étranglement unilatéral z a déjà accolé en partie la membrane

cellulaire *m* aux deux arcs *b*. Cette fusion est complète dans la FIG. 279 où l'étranglement est également unilatéral. Dans tous les cas, le sillon γ fait disparaître, à l'endroit où il se marque, l'anneau triangulaire *y* qui se liquéfie ou se résorbe, et amène la fusion de la membrane de la cellule-mère avec les portions incurvées de la bifurcation, si tant est que celles-ci ne disparaissent pas. Nous rencontrons ici un phénomène analogue à celui que GILSON a décrit dans son mémoire, lorsqu'il a fait voir que la membrane de la cellule spermatique vient s'unir intimement à la membrane du noyau, le protoplasme interposé disparaissant peu à peu, afin de constituer la paroi de la tête des spermatozoïdes.

Pour compléter notre description revenons à la FIG. 280. En présence de ce qui se passe dans les trois cellules que nous venons d'analyser, il est naturel d'admettre que la portion *y* est destinée à disparaître, et que la membrane *m* arrivera à se fusionner avec les quatre branches *b* qui ne sont pas encore différenciées. Cette interprétation est plausible, mais il en est une autre qui ne l'est pas moins. Que le sillon γ vienne à se souder avec la partie centrale *a* de la plaque, et la division sera achevée sans autre modification. L'anneau protoplasmique *y* et les branches *b* seront alors incorporés dans les nouvelles cellules. Cette manière d'envisager les phénomènes nous sourit davantage; elle a le mérite de la simplicité, et elle s'appuie également sur des faits connus. Nous savons que dans d'autres circonstances la portion *y* se maintient FIG. 277, 279 et 288, et que les arcs rendus inutiles persistent *b'*, ou se fusionnent *b*, dans le cytoplasme. De fait on rencontre fréquemment dans les préparations des cellules comme celle de la FIG. 277, et comme le seraient celles de la FIG. 280 si la division s'achevait dans le sens indiqué, dans lesquelles on aperçoit des lisérés ou bandes plasmatiques assez étendues et assez marquées pour faire songer vaguement à la présence d'une cellule intérieure ou endogénique.

Ainsi, en résumé, lorsque la bifurcation ne se transforme pas en membrane permanente, ses branches disparaissent avec le protoplasme *y*, ou bien elles rentrent avec ce dernier dans le corps des jeunes cellules, suivant la marche de l'étranglement qui parfait la division.

Au premier abord l'inutilisation de la plaque cellulaire et son retour au protoplasme ordinaire peut paraître étrange, mais ces phénomènes ne sont pas sans exemples dans la science. Ils se voient fréquemment dans le sac embryonnaire des végétaux et nous montrerons plus loin qu'ils sont aussi communs dans les cellules testiculaires des animaux.

Il ressort de cet exposé que le rôle de l'étranglement est fort limité dans la plasmodiérèse des cellules graisseuses. Souvent il n'existe pas. Lorsqu'il

existe, il demeure périphérique et insignifiant, car il s'arrête dans tous les cas à l'origine de la bifurcation de la plaque sans en entamer la portion centrale.

D'ailleurs nous avons vu que la plaque s'établit et se différencie au sein du cytoplasme et indépendamment de tout étranglement; la difficulté que l'on éprouve souvent à distinguer sur d'autres objets la plaque du sillon contigu n'existe donc pas ici. Ces faits sont probants : bien que se faisant par voie directe, la plasmodiérèse des cellules graisseuses des arthropodes s'exécute à l'aide d'une plaque cellulaire comme dans les végétaux.

On peut déduire de ce mode de multiplication deux corollaires importants.

a) Au moment de leur formation les cellules du tissu graisseux ne peuvent être isolées, elles se tiennent nécessairement par une large surface correspondant à la plaque cellulaire; b) Les nouvelles membranes sont d'abord simples et communes aux cellules qu'elles ont servi à diviser. Un mot seulement sur ces deux conséquences.

Lorsque les nouvelles membranes ne subissent aucune modification sub-séquente, les éléments restent unis comme au premier jour et, dans le cas où ils constituent un massif comme dans les FIG. 274, 282 et 289, aucun espace intercellulaire ne s'y manifeste. Mais habituellement les cellules se séparent aux angles de réunion qui sont ainsi remplacés par un véritable méat dans le sens des botanistes; ce méat est en effet produit par le *dédoublement des cloisons communes* qui y aboutissent. Dès que ce dédoublement a commencé, la division semble s'être effectuée par étranglement, comme on peut le voir sur la plupart de nos figures. Cette apparence se reproduit dans les tissus végétaux lorsque les méats s'y établissent.

La délamination prend-elle de l'extension, les méats deviennent considérables, semblables à des lacunes, et les cellules ne sont plus réunies que par une minime surface *m*, FIG. 290. Le tissu est alors treillissé et comme percé à jour.

Il peut arriver aussi que la délamination, au lieu de marcher exclusivement de la périphérie vers le centre, se fasse en même temps sur un ou plusieurs points de la partie interne de la nouvelle membrane; dans ce cas les cellules se tiennent par deux ou plusieurs portions limitées par autant de méats. On trouve en effet de pareilles cellules dans le tissu graisseux, et plusieurs auteurs en ont figuré qui sont rattachées par trois ou quatre prolongements. Des exemples de cette délimination, qu'on pourrait appeler intérieure, se rencontrent également dans le règne végétal.

Ce n'est point tout. Pendant que ce phénomène s'exécute, il arrive souvent que la portion qui joint les cellules s'allonge et s'amincit. Les éléments

sont alors reliés par un col cylindrique *c*, FIG. 269, encore pourvu de protoplasme et au milieu duquel on retrouve, dans les premiers temps du moins, la cloison séparatrice *m*. A force de s'étirer et de s'allonger, ces cols peuvent devenir filamenteux et prendre un aspect homogène par la disparition de la cloison et la fusion des granules; ils deviennent ainsi semblables à des trabécules du tissu conjonctif (1).

Tous les stades du dédoublement dont nous venons de parler sont représentés dans la nature. Nous avons déjà dit (2) qu'il se complète parfois pour mettre les cellules en liberté. Il peut se compléter également à l'intérieur d'un massif pluricellulaire qui de la sorte simule un cyste. Alors ce ne sont pas seulement les nouvelles membranes qui se délaminent mais aussi les divers arcs de la membrane de la cellule-mère. La FIG. 281 fera comprendre notre pensée. Que les portions *x* de la membrane primitive viennent à se cliver en même temps que les nouvelles cloisons *c*, et l'on obtiendra une cellule-mère renfermant trois cellules-filles qui sembleront y être nées par voie endogénique.

Lorsque de nouvelles divisions surgissent, les méats, au lieu d'être bordés par des portions de cellules, sont limités par des séries linéaires d'éléments ou des massifs pluricellulaires (3), suivant que la division se pratique dans le même plan FIG. 270 et 283, ou dans des plans différents FIG. 269, 7, 285, A, 290, etc. Ainsi s'expliquent toutes les particularités de ce singulier tissu qui rappelle si bien par ses allures les parenchymes des végétaux avec leurs variations infinies.

Conclusions.

En présence des faits et des considérations qui sont consignés dans cette Première Partie de notre travail, nous nous croyons autorisé à formuler les conclusions suivantes, sur lesquelles nous aurons d'ailleurs à revenir :

1° *Chez les arthropodes, l'existence de la division directe ou acinétique doit être admise pour le protoplasme aussi bien que pour le noyau;*

2° *Ce mode de multiplication se constate dans les tissus les plus divers, dans les tissus jeunes comme dans les tissus adultes;*

3° *Il y revêt souvent tous les caractères d'un processus normal;*

4° *La plasmodiérèse s'y fait tantôt par étranglement, tantôt à l'aide d'une plaque cellulaire comme dans les végétaux;*

5° *Enfin dans le testicule la division directe peut s'exercer concurremment, ou successivement, et alterner avec la division indirecte.*

(1) Voir plus haut, p. 234.

(2) P. 234.

(3) P. 234 et 235.

SECONDE PARTIE.

DIVISION INDIRECTE OU CINÉTIQUE.

Bibliographie.

1° O. BÜTSCHLI : a) *Vorl. Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung*; Zeits. f. wiss. Zool., juillet, 1875, p. 426, où il est question des cellules testiculaires de la *Blatta* (1). — b) *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien*; Frankfurt a. M., 1876; daté de nov. 1875.

2° BALBIANI : *Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire*; Compt. rend., 1876, t. LXXXIII, p. 831; — et Gazette médicale de Paris, 1876, p. 565.

3° MAYZEL : a) *Recherches sur le mode de division du noyau*; Gazeta lekarska, n° 27. Écrit en polonais. Nous ne connaissons ce travail (ainsi que le suivant) que par le compte rendu du Virchow's Jahresbericht, 1877, p. 27, et celui du Jahresb. de HOFFMAN et SCHWALBE, t. V, p. 36. — b) *Sur la division du noyau des Liparis et autres sphingidés*; Publications de la société des méd. et des natur. polonais, Cracovie, 1881, n° 5, juillet. Hoffman's und Schwalbe's Jahresber., t. X, 1882, p. 24.

4° GROBBEN : *Arbeiten aus. d. zool. Institut d. Univers. Wien*, 1878, Heft 1.

5° MORITZ NUSSEBAUM : *Ueber die Veränderungen d. Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung*, etc.; Archiv f. mik. Anat., t. XXIII, p. 155. 1884 (1).

6° LUDWIG WILL : *Zur Bild. d. Eies u. d. Blastoderms b. d. vivip. Aphiden*; Arbeiten der zool. Institut in Würzburg. Tiré à part, p. 29-33; Pl. I, fig. 10-15, fig. 18 et 21. (Voir plus haut, p. 217.)

1° BÜTSCHLI, en 1876, a décrit et figuré PL. V, FIG. 12—15 la division du noyau dans les cellules testiculaires de la *Blatta germanica*, dans deux cellules blastodermiques de la *Musca vomitoria* PL. VI, FIG. 30 et 31, et enfin dans un œuf parthénogénétique d'*Aphis* PL. XV, FIG. 1 et 2.

Dans ses deux publications ce savant fait dériver toute la figure caryocinétique du noyau. Il y distingue, p. 250 de son travail principal, deux parties chez la blatte : le fuseau (*Kernspindel*) et la substance du noyau (*Kernsubstanz*). Celle-ci s'accumule à l'équateur en cheminant à l'intérieur des filaments du fuseau pour constituer la plaque équatoriale (*Kernplatte*), laquelle est formée de bâtonnets allongés et parallèles FIG. 12, PL. V. Ensuite cette plaque se scinde transversalement et donne naissance à deux séries régulières de

(1) BÜTSCHLI avait déjà communiqué par lettre, en avril 1875, ses résultats à STRASBURGER et l'avait autorisé à reproduire dans la 1^{re} édition de son ouvrage : *Zellbildung*, etc., paru en mai 1875, des figures caryocinétiques des cellules testiculaires de la *Blatta*, Taf. VII, fig. 23 et 24.

bâtonnets de moitié plus courts, FIG. 13, qui se portent sans tarder, chacune de son côté, vers les pôles du fuseau FIG. 14 et 15. Là, les bâtonnets se fusionneraient en une masse homogène qui s'organise bientôt en noyau complet. BÜTSCHLI croit, p. 254, que les filaments du fuseau sont repris peu à peu et incorporés par les nouveaux noyaux. Il n'a jamais saisi la moindre trace de plaque cellulaire. Les FIG. 30 et 31 de la PL. VI montrent un fuseau, mais sans indication nette de l'élément chromatique; celles de l'œuf d'aphidien représentent quoique d'une manière indistincte, des couronnes polaires. BÜTSCHLI a signalé les asters dans le cytoplasme.

2° BALBIANI n'a observé la division cinétique du noyau que dans les cellules épithéliales de l'ovaire de la larve du *Stenobothrus pratorum*. D'après lui, le noyau au repos renfermerait des bâtonnets distincts, ressemblant à des bactéries et paraissant formés de granules superposés (1). Au moment de la division ces bâtonnets deviennent plus gros, vraisemblablement par l'agglutination et la coalescence des bâtonnets primitifs. A une phase plus avancée, les bâtonnets forment à l'intérieur du noyau un faisceau lâche et parallèle au grand axe de ce dernier. Ils deviennent alors des baguettes homogènes qui s'étendent dans toute la longueur du *nucleus*; mais bientôt chacune d'elles se rétrécit, puis se coupe en deux moitiés. Aux pôles les éléments se fusionnent en une masse homogène qui se creuse de petites vacuoles; une membrane devient perceptible à la périphérie et, à l'intérieur de cette enveloppe, la masse se résout en ces mêmes corpuscules bacillaires que renfermait le noyau primitif avant la division. Entre temps la cellule se divise par un étranglement qui coupe des fils du fuseau; ceux-ci sont incorporés par les nouveaux noyaux. BALBIANI n'a pas vu d'asters. Malheureusement la note que nous venons d'analyser n'est accompagnée d'aucune planche.

3° Dans son travail de 1876, MAYZEL parle de la caryocinèse des cellules testiculaires de la blatte. Il y décrit la plaque équatoriale (*Kernplatte*) comme étant formée de corpuscules ou de bâtonnets parallèles qui, dans cet objet, semblent n'être que des épaississements des filaments du fuseau. A cette époque MAYZEL n'a pas vu d'asters dans le protoplasme polaire. En 1881 le même auteur s'occupe de la division cinétique du noyau des cellules testiculaires des chenilles de *Liparis* et de quelques sphingidés. Après avoir fixé les objets par l'acide chromique ou la liqueur de KLEINENBERG, il les colore par l'alun carminé. En employant cette méthode il arrive aux résultats suivants :

Le noyau quiescent renferme un réseau chromatique, mais qui n'est pas nettement dessiné.

(1) A notre avis, les bâtonnets de BALBIANI ne sont que les anses du boyau, dont il n'a aperçu les retours ni la liaison, et ses granules superposés ne sont que de simples renflements du même boyau. V. plus haut, p. 200.

Au commencement de la division on voit apparaître la forme pelotonnée (*Knauel*).

Le filament chromatique forme le fuseau et la plaque équatoriale : celle-ci se compose de bâtonnets courts et trapus, anguleux ou arrondis, au nombre de 20 à 24.

Bientôt la plaque équatoriale se divise transversalement en deux portions qui s'acheminent chacune vers un pôle.

Les asters apparaissent de bonne heure.

4° GROBBEN ne fait que représenter, PL. III, FIG. 17, une figure caryocinétique — sans doute une couronne équatoriale à bâtonnets recourbés — dans une cellule spermatique de l'*Astacus leptodactylus* (crustacé).

5° M. NUSSBAUM esquisse brièvement p. 203, et figure PL. XI, FIG. 53-57, quelques étapes de la caryocinèse dans les mêmes cellules chez l'*Astacus fluviatilis*. D'après lui les filaments chromatiques du noyau au repos sont très anguleux et renferment des granules isolés (renflements du boyau). Ces filaments s'écartent l'un de l'autre et s'ordonnent au centre d'un fuseau (1) dont les pôles sont munis d'asters; ils sont distribués sur toute la section transverse du fuseau. Les bâtonnets de l'équateur se divisent; mais NUSSBAUM est plutôt porté à y admettre une division longitudinale parce que, dit-il, les éléments qui en résultent sont plus minces (FIG. 55) que les anciens. Ces nouveaux éléments se retirent ensuite vers les pôles, en même temps que les asters disparaissent. Enfin la cellule se divise par un étranglement qui vient couper le fuseau.

6° Le travail de L. WILL a déjà été analysé à la p. 217.

R. HERTWIG assimile d'une manière générale (2) la caryocinèse des insectes à celle de l'*Actinosphaerium Eichhorni*. Or voici d'après lui ce qui se passe chez ce protiste.

Au moment de la division nucléaire le nucléole se bossèle, puis se résout en granules chromatiques qui se répandent dans tout le noyau. Alors apparaît une striation longitudinale qui est due à la présence de cordons achromatiques renfermant à leur intérieur les granules précités. Ceux-ci y cheminent pour s'accumuler à l'équateur sous la forme d'une bande, étroite d'abord : TAF. I, FIG. 23 et 24; TAF. II, FIG. 4 et 5, mais dont la

(1) NUSSBAUM résume en une phrase toutes les phases de la caryocinèse jusqu'à la couronne équatoriale : « Die Faden weichen auseinander und ordnen sich central in einer Spindel (fig. 54), von deren Polen feine Strahlungen in das netzformig angeordnete Protoplasma der Zelle ausgehen. » Il ne parle pas davantage de l'origine du fuseau. Enfin il se tait sur la reconstitution du noyau. Il faut remarquer d'ailleurs que ce n'est qu'en passant que ce savant s'occupe de la caryocinèse.

(2) R. HERTWIG : *Die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni*, p. 27, fait cette assimilation sans donner aucun exemple ni aucune figure tirée des insectes. Néanmoins nous avons jugé utile de résumer ici ses idées sur la caryocinèse de l'*Actinosphaerium* parce que nous devons y revenir plus tard.

hauteur augmente par l'accumulation des granules restants pour constituer la plaque nucléaire définitive (*Kernplatte*) : TAF. I, FIG. 25; TAF. II, FIG. 6, 24 et 25. Cette plaque équatoriale se compose de bâtonnets parallèles, assez longs et contenant de 5 à 7 granules de chromatine superposés et distincts (ventres des bâtonnets pour nous). Bientôt les bâtonnets se divisent en deux par un étranglement médian et les nouveaux éléments de moitié plus courts se rendent aux pôles : TAF. I, FIG. 26, 27, 35 et 36; TAF. II, FIG. 7, 8, 9, où ils se fusionnent pour reconstituer le nucléole des nouveaux noyaux. Ceux-ci s'achèvent par l'étranglement de la partie moyenne étirée du noyau primitif TAF. I, FIG. 32-34, TAF. II, FIG. 14 et 15, et l'absorption des moitiés correspondantes par chacun des nucléoles. A l'origine les nouveaux noyaux sont donc constitués uniquement par un nucléole entouré d'une mince membrane TAF. II, FIG. 16; ce n'est que peu à peu sans doute que, la membrane se soulevant, la zone périphérique claire qui entoure le nucléole dans les noyaux adultes s'établit définitivement TAF. I, FIG. 1 et 2.

Résumons les analyses précédentes.

I. Phénomènes de la division.

Ainsi, à en juger par les matériaux que nous avons pu rassembler, la caryocinèse a été découverte dans les arthropodes à peu près en même temps (1) par trois savants : BÜTSCHLI, BALBIANI et MAYZEL, et probablement à l'insu l'un de l'autre; mais ce phénomène n'a été suivi d'une manière complète sur aucun objet.

Un seul auteur, MAYZEL (1881), a observé la forme pelotonnée (*Knauel*).

Seul aussi MAYZEL a reconnu et décrit une véritable couronne équatoriale, celle à bâtonnets droits.

Si l'on en excepte NUSSBAUM, qui a présumé l'existence de la division longitudinale, tous les observateurs ont admis la division transversale de la plaque équatoriale.

Les savants qui ont parlé de la reconstitution des noyaux ont admis la fusion des éléments chromatiques à leur arrivée aux pôles; ils ont admis en outre que les filaments connectifs du fuseau sont incorporés par les noyaux.

Personne n'a mentionné l'intervention d'une plaque cellulaire dans la cytodiérèse des arthropodes.

II. Nature des tissus où elle a été observée.

1° La division cinétique du noyau n'a été constatée dans aucun tissu différencié et adulte (2); on l'a mentionnée seulement dans les tissus qui sont en activité formatrice.

(1) La priorité revient à BÜTSCHLI, d'après ce que nous avons dit dans la *Bibliographie*.

(2) Voir plus haut, p. 214 et suivantes.

2° BÜTSCHLI est le seul jusqu'ici qui ait donné *en vue des phénomènes de la division* des images caryocinétiques tirées des cellules blastodermiques de l'embryon (*Musca vomitoria*); BÜTSCHLI et WILL ont reproduit quelques figures semblables dans les œufs d'aphidiens. Mais ces figures, nous l'avons dit, sont insuffisantes.

3° Les autres figures, d'ailleurs plus complètes, ont été trouvées dans les organes sexuels en voie de prolifération : dans l'ovaire jeune (BALBIANI), dans les testicules (BÜTSCHLI, MAYZEL, GROBBEN, NUSSBAUM).

4° Personne n'en a signalé ni dans les leucocytes, ni dans les tissus en rénovation pendant la période nymphale.

III. Groupes où elle a été constatée.

1° Nous n'avons trouvé aucune indication sur la caryocinèse des arachnides et des myriapodes, ni même sur celle des crustacés, si l'on en excepte un genre de décapodes, le genre *Astacus*. Il est vrai que BALBIANI(1) représente, FIG. 6, 7, 36, 64, 65 et 66, des noyaux en division, mais il les reproduit uniquement sous la forme de taches blanches, plus ou moins allongées pour se couper, et où il n'y a pas la moindre apparence de corps figurés, ni à plus forte raison de figures caryocinétiques. Nous avons représenté dans la FIG. 67 de notre *Biologie cellulaire* une étape de la division indirecte chez une *Tegenaria*. Quant aux myriapodes nous croyons également en avoir publié les premières figures caryocinétiques dans le même ouvrage FIG. 36, 100, 116 (2).

2° C'est parmi les insectes qu'on a signalé le plus d'exemples de la division indirecte; néanmoins jusqu'ici ces exemples sont peu nombreux et ils sont loin d'appartenir à tous les groupes. On peut citer seulement quelques genres où ils ont été remarqués : les genres *Blatta* et *Stenobothrus* (orthoptères), *Musca* (diptères), *Liparis* (lépidoptères). Là caryocinèse est donc encore inconnue chez les coléoptères, les névroptères, les libellules et les hémiptères (à part les œufs d'aphidiens).

Nous partageons cette seconde partie comme la première en deux Chapitres :

1° Nous parlerons d'abord de la division cinétique du noyau, ou de la *caryocinèse*.

2° Ensuite nous aborderons la division du protoplasme, ou la *plasmodiérèse cinétique*.

(1) BALBIANI : *Mémoire sur le développement des Aranéides*, Ann. Sc. natur., 5^e sér. Zool., t. XVIII, 1873.

(2) NICOLAUS SOGRAF, dans un travail écrit en russe : *Matériaux pour servir à la connaissance du développement embryonnaire du Geophilus ferrugineus et du G. proximus*, Moscou, 1883, représente fig. 20, p. 16, une couronne polaire dans une cellule de l'œuf de *G. ferrugineus*, mais cette figure manque de netteté; on ne saurait dire si le noyau subit la caryocinèse ou s'il se divise comme chez les infusoires.

CHAPITRE I.

LA CARYOCINÈSE OU LA DIVISION CINÉTIQUE DU NOYAU.

Nous ne nous occuperons dans ce travail que de la caryocinèse des cellules testiculaires des arthropodes; les observations que nous avons faites sur les leucocytes et les tissus embryonnaires ou en voie de rénovation nymphale sont trop incomplètes pour que nous puissions en parler avec fruit.

Avant d'aborder l'exposition des faits, disons quelques mots sur la manière dont nous envisageons la caryocinèse dans nos leçons depuis 1880.

Nous n'y admettons que deux phases fondamentales. La première s'étend depuis les premiers mouvements qui se manifestent dans le noyau jusqu'à la formation complète de la couronne équatoriale de FLEMMING (1). Notre première phase coïncide donc avec la *Prophase* de STRASBURGER (2).

La seconde comprend : a) la dislocation de la couronne équatoriale et le nouvel arrangement des éléments qui s'en dégagent : *Umordnung* ou *Metakinesis* de FLEMMING, *Metaphase* de STRASBURGER; b) le retour des éléments vers les pôles, leur disposition en couronnes polaires et la reconstitution des nouveaux noyaux : *Anaphase* de STRASBURGER, *Dyaster* et *Dispirem* de FLEMMING.

La raison qui nous a porté à réunir en une seule les deux ou trois dernières phases admises par ses savants, c'est qu'elles ne sont pas distinctes l'une de l'autre. La métacinèse ou métaphase n'est en réalité que le premier début de la formation des noyaux nouveaux, puisque c'est alors que les éléments nucléiniens se séparent en deux groupes distincts et destinés chacun, d'ores et déjà, à un noyau déterminé. Si dans certains cas cette séparation se présente avec des caractères particuliers, comme la division longitudinale des filaments, etc., parfois aussi elle s'en montre dépourvue; il en est ainsi par exemple lorsque les bâtonnets de la couronne ne font que se mettre en mouvement en glissant les uns à côté des autres pour se rendre directement aux pôles. Ici la métacinèse marquerait donc uniquement le *départ* des éléments nucléiniens, les initiales d'un mouvement qui *ne fera que se continuer* pendant la première période de l'anaphase, c'est-à-dire jusqu'à l'établissement de couronnes polaires. Ainsi si l'on voulait maintenir la phase intermédiaire, la métaphase ou la métacinèse, il faudrait, en se plaçant à un point de vue général et embrassant la caryocinèse dans tous les groupes, il

(1) W. FLEMMING : *Zellsubst., Kern und Zellth.*, 1882, p. 195.

(2) STRASBURGER : *Die Controversen d. indir. Kernteilung*, pp. 273 et 274 et passim ; *Archiv f. mik. Anat.*, 1884, t. XXIII.

faudrait, disons-nous, l'étendre jusqu'à l'achèvement des couronnes polaires, c'est-à-dire y faire rentrer la forme *Dyaster* de FLEMMING. La troisième phase, ou l'anaphase, serait ainsi restreinte à la dislocation de ces nouvelles couronnes et à la reconstitution du boyau *Dispirem*, et ensuite du noyau tout entier.

Cette manière d'envisager les choses nous paraîtrait plus rationnelle et plus conforme à la marche du phénomène. De même qu'il y a un moment d'arrêt, au moins relatif, après la formation de la couronne équatoriale, de même il y a un moment de repos après l'établissement des couronnes polaires : à preuve la fréquence des ces deux formes dans les préparations, spécialement chez les arthropodes. Ensuite les mouvements qui s'exécutent pendant chacune de ses phases présentent des différences marquées, surtout ceux de la dernière.

La caryocinèse semble donc se dérouler en trois temps, et ce sont ces temps, ou ces étapes, qu'il conviendrait de marquer par les expressions précitées, si l'on croyait nécessaire ou utile de s'en servir. En français elle ne sont ni nécessaires ni utiles. On dirait aussi bien, et mieux peut-être : première phase, seconde phase, troisième phase; ou encore : formation de la couronne équatoriale, formation des couronnes polaires, reconstitution des nouveaux noyaux. C'est pourquoi nous nous servirons de ces dernières expressions dans le récit qui va suivre. Nous éviterons de la sorte la confusion qui pourrait résulter de l'emploi des vocables métaphase et anaphase dans le sens que nous venons d'indiquer, et différant par conséquent de celui qu'on leur a attribué jusqu'ici. En résumé, nous distinguerons deux phases principales et trois étapes dans la caryocinèse :

A. *Première phase* : elle va jusqu'à la constitution définitive de la couronne équatoriale, point culminant de la division cinétique. — *Prophase* de STRASBURGER — ;

B. *Seconde phase* : elle s'étend depuis la dislocation de cette couronne jusqu'à l'achèvement des deux noyaux, but et fin de la division. — *Métaphase* et *Anaphase* de STRASBURGER —.

Cette seconde phase sera divisée à son tour en deux étapes, basées sur la nature même des phénomènes ou des mouvements qui s'y exécutent, à savoir :

a) *La formation des couronnes polaires*. — Métaphase et première partie de l'*Anaphase*. —

b) *La reconstitution des nouveaux noyaux* à l'état statique. — Seconde partie de l'*Anaphase*. —

I.

Insectes.

Orthoptères, Pl. II, Fig. 15 à 55; Pl. VII, Fig. 262 à 267.

Nous avons étudié la caryocinèse dans diverses sauterelles : le *Stenobothrus viridulus* ou *bicolor*, la *Locusta viridissima* et une autre grande espèce brune de nos dunes, le *Platypleura griseus*, l'*Edipoda coerulea*, l'*Acridium lineola*, etc.; dans la *Forficula auricularis*; enfin dans le *Bacillus linearis*.

Nous choisissons les orthoptères pour point de départ de notre exposition, parce que c'est peut-être dans ce groupe que l'on trouve la réalisation la plus complète du schéma de la salamandre, si l'on fait abstraction de la division longitudinale qui peut faire défaut. Nous parlerons d'abord de la caryocinèse qui se fait suivant ce schéma, en nous réservant de mentionner à la fin de cet article un second type de caryocinèse.

Premier type.

I. Saltatoria, Sauterelles, Fig. 15 à 48.

A. Première phase de la caryocinèse : formation de la couronne équatoriale.

On trouve chez les sauterelles, dans des colonies diverses⁽¹⁾, deux sortes de couronnes équatoriales : la couronne à bâtonnets courbés FIG. 24, et la couronne à bâtonnets droits FIG. 37. Ces deux couronnes se forment à peu près de la même manière; commençons par la première en prenant pour exemple de jeunes larves du *Stenobothrus viridulus* ou *bicolor* (2).

1° Nous connaissons le noyau à l'état de repos; la FIG. 15 indique qu'il porte un boyau nucléinien continu. Le premier phénomène qu'on y remarque lorsqu'il entre en activité, c'est un changement dans l'aspect du boyau; celui-ci devient plus distinct, il s'épaissit en se raccourcissant et en élargissant ses anses, FIG. 16. Ces changements s'accroissent rapidement et amènent la forme pelotonnée définitive qui est représentée dans la FIG. 17. Bientôt le boyau se scinde par des étranglements successifs. Peu nombreux d'abord FIG. 17, les tronçons se multiplient sans interruption pour donner naissance, FIG. 18, aux bâtonnets typiques dont le nombre varie de 12 à 18, suivant les cellules, mais surtout suivant les cystes que l'on considère. Ces bâtonnets sont généralement ondulés ou recourbés, plus rarement droits.

(1) Voir le travail de GILSON.

(2) Nous n'avons pu déterminer avec exactitude à laquelle de ces deux espèces nos larves appartenaient.

Jusqu'ici aucun mouvement particulier ne se manifeste dans le cytoplasme; il a cependant déjà subi des modifications internes, car il se teinte beaucoup plus qu'à l'état de repos sous l'action de l'acide osmique.

Au stade de la FIG. 18 les bâtonnets sont jetés pêle-mêle dans le noyau; ils se mettent maintenant en mouvement. Les FIG. 19 et 20 montrent leurs premiers déplacements qu'il est assez difficile de caractériser. On peut dire qu'il s'exécutent à partir de deux points opposés — les futurs pôles — vers le centre, ou plutôt vers la région équatoriale. Ce mouvement commence parfois d'un côté, comme nous le représentons dans la FIG. 20, mais il se fait aussi des deux côtés à la fois; il n'y a rien de constant à cet égard. Bref, les bâtonnets s'accumulent sur une zone médiane, ainsi que l'indique la FIG. 21.

Notons que les mouvements précédents peuvent avoir lieu avant qu'on ne puisse constater un allongement sensible du noyau; d'autres fois ils sont contemporains de cet allongement, et l'on trouve même, quoique plus rarement, des noyaux fusiformes où les bâtonnets sont encore très éparpillés, FIG. 35.

Quoi qu'il en soit on peut dire que c'est vers ce moment que le noyau change de forme; de sphérique il devient elliptique. Le diamètre suivant lequel il s'accroît coïncide toujours avec la ligne qui joint les deux pôles d'où se sont retirés les bâtonnets, FIG. 21. Ce phénomène ne s'effectue pas non plus d'une manière uniforme. Tantôt, comme dans les FIG. 22 et 35, le noyau s'effile d'abord à l'une de ses extrémités : ce cas nous a paru fréquent, nous en avons trouvé jusqu'à 5 ou 6 exemples dans une seule préparation; tantôt, FIG. 21, il s'allonge simultanément aux deux pôles.

L'apparition des asters dans le protoplasme cellulaire coïncide à peu près avec l'allongement du noyau. Les asters s'annoncent par un travail qui se fait dans le cytoplasme polaire et qui a pour premier résultat d'y accentuer les granules de l'enchylème, FIG. 22 et 35 en bas; ensuite les rayons des asters se dessinent dans le réticulum plasmatique. Lorsque le noyau s'allonge d'abord par un pôle, l'aster qui correspond à ce dernier apparaît en premier lieu, comme on peut le voir dans les FIG. 22 et 35; l'autre ne se manifeste qu'au moment où le second pôle entre en activité. Les rayons des asters sont moins visibles ici que dans beaucoup d'autres objets; néanmoins on peut constater qu'ils sont constitués par des filaments homogènes et continus. Mais nous traiterons bientôt ce sujet avec plus de détail.

Le caryoplasma subit aussi à ce moment une modification importante; il devient fibrillaire. Parfois cette structure s'indique déjà durant les stades antérieurs des FIG. 17 à 20, par la présence de filaments délicats plus ou

moins nombreux et anastomosés qui, selon nous, représentent une portion du réticulum normal du caryoplasma. Mais il n'en est pas toujours ainsi, il s'en faut de beaucoup; car le plus souvent on ne découvre dans la masse nucléaire que quelques granules isolés ou un plasma homogène et hyalin **FIG. 16**, qui est dépourvu de tout corps figuré, à part l'élément nucléinien.

Mais lorsque le noyau s'étire on y aperçoit toujours une striation longitudinale, première indication du fuseau achromatique. Nous rattachons l'origine de ce fuseau à la portion plastinienne, qui se régularise ou se strie dans le sens de la traction qu'elle subit pendant l'élongation du noyau. En parcourant nos préparations nous avons rencontré des noyaux libres, gisant à côté du cytoplasme d'où l'aiguille les avait dégagés, et dont l'aspect intérieur semblait appuyer cette manière de voir. Un de ces noyaux est représenté dans la **FIG. 21**. Sa membrane est intacte : nous nous en sommes assuré par un examen minutieux, et cependant on y voit un faisceau de filaments parallèles, véritable fuseau intérieur et qui ne peut provenir que du caryoplasma. Dans plusieurs cellules semblables à celle de la **FIG. 35** où le fuseau futur était indiqué, nous avons également constaté le maintien de la membrane nucléaire. Nous aurons à revenir plus tard sur ces faits que nous devons nous contenter d'exposer pour le moment.

Le stade correspondant aux **FIG. 21** et **35** est de courte durée, car bientôt la membrane du noyau se disloque et disparaît comme telle.

Ce phénomène s'effectue dans notre sauterelle d'une manière qui est digne d'intérêt. Souvent en effet il débute aux pôles et se propage insensiblement vers l'équateur; d'où il résulte que sur les noyaux qui n'ont encore qu'un seul pôle d'allongement la membrane demeure visible à la base alors qu'elle a déjà disparu au sommet étiré, **FIG. 22**. Nous ne nierons pas la difficulté qu'on rencontre à constater directement ces faits, mais il est une circonstance qui en favorise singulièrement l'observation, c'est l'irruption du cytoplasme à l'intérieur du noyau au moment de la disparition de la membrane. Au sommet du fuseau de la **FIG. 22**, on aperçoit les granules polaires s'acheminant le long des filaments et pénétrant dans le corps du noyau jusqu'aux bâtonnets nucléiniens; nous avons vu dans une seule préparation jusqu'à 4 à 5 exemples de ce fait, aussi démonstratifs que celui que nous figurons. A partir de ce moment le fuseau, de hyalin qu'il était, devient plus sombre et plus granuleux. Nous devons ajouter cependant qu'il ne conserve pas longtemps l'aspect qu'il présente dans la **FIG. 22**. La plupart des granules se fusionnent en effet dans le sein du noyau; on dirait que ce protoplasme irruptif se transforme en plasma plastinien et homogène, destiné à nourrir le fuseau qui est déjà ébauché.

Pendant que ces mouvements ont lieu les bâtonnets nucléiniques s'orientent dans la zone équatoriale; ils y prennent insensiblement une position radiale, tout en s'éloignant du centre pour se porter vers la périphérie, FIG. 22 et 23. Là ils se disposent côte à côte et parallèlement, leur courbure s'accroissant et se dirigeant de plus en plus vers le centre du cercle qu'ils occupent. Ainsi naît la couronne équatoriale. Cette couronne est admirable de régularité. Vue d'en haut, elle se présente comme dans la FIG. 25; son centre est vide de bâtonnets. Vue de profil, FIG. 24, son aspect varie avec l'installation de l'objectif. Elle apparaît d'abord sous la forme de deux lignes parallèles et formées de gros points verts. Mais, en abaissant le tube du microscope, on reconnaît facilement que les points correspondants des deux lignes sont reliés l'un à l'autre par un arc de cercle intérieur, également coloré d'une manière uniforme. Ainsi, les éléments de la couronne ont la forme d'un U ouvert à l'extérieur et maintenu dans un plan vertical, une branche en bas, l'autre en haut, FIG. 24, et les deux lignes de points mentionnées tout à l'heure représentent la coupe optique de l'extrémité flottante de ces mêmes branches.

En même temps que les bâtonnets s'ordonnent en couronne, le noyau continue à s'allonger en repoussant les asters, et le fuseau lui-même s'achève.

En comparant les FIG. 21, 22 et 35 avec les FIG. 23, 24 et 36, *a* on peut se faire une idée assez exacte des changements qui sont survenus dans le fuseau après l'introduction du protoplasme cellulaire; les filaments y sont plus nombreux et plus fortement indiqués. A partir du stade de la FIG. 23 et de la FIG. 36, *a*, c'est-à-dire à partir du stade qui précède la couronne équatoriale, le fuseau ne subit plus de modifications importantes; on peut le considérer, dans ses traits essentiels, comme complet et définitivement organisé. Cependant nous ne voudrions pas affirmer que le nombre des filaments ne s'y accroît plus jusqu'au retour des bâtonnets vers les pôles; il est difficile de se prononcer sur ce point, car des fils plus ou moins cachés, ou indistincts jusque-là, pourraient se marquer davantage à un stade ultérieur.

Quoi qu'il en soit, le fuseau que nous considérons est riche en filaments qui se distinguent facilement à cause de leur épaisseur notable. Il en sera ainsi du reste dans les groupes suivants; aussi, peut-on affirmer d'une manière générale qu'il existe peu de cellules qui aient un fuseau mieux fourni et plus marqué que les cellules testiculaires des arthropodes.

Ajoutons un dernier détail: il a trait à la position occupée sur les filaments par les bâtonnets de la couronne équatoriale. Il nous a semblé que le fil achromatique passe à l'intérieur de la courbure des U, les branches de

ce dernier étant appuyées latéralement contre lui, la branche supérieure d'un côté, la branche inférieure de l'autre, comme l'indique la FIG. 24. On voit assez facilement ce détail sur les bords de la couronne où les bâtonnets recourbés se présentent de profil, ou à peu près. Ce qui est certain, c'est que les filaments sont ininterrompus à l'équateur.

2° La seconde sorte de couronne, celle à bâtonnets droits FIG. 36, *b* que l'on rencontre dans certains cystes s'établit de la même manière que la précédente. Les bâtonnets, plus courts dès l'origine FIG. 34, se rassemblent peu à peu dans la zone médiane FIG. 36, *a*, où ils s'orientent en une série circulaire⁽¹⁾ de bâtonnets dressés et dont le grand axe coïncide avec le grand axe du fuseau FIG. 36, *b*. Chacun d'eux est couché sur un filament de ce dernier, et leur nombre est sensiblement le même — 12 à 18 — que dans la couronne à éléments recourbés. Ce nombre coïncide d'ailleurs pour les deux sortes de couronnes avec celui des stades antérieurs FIG. 19 et 34.

On rencontre aussi, surtout chez les acridiens, un autre type de couronne à l'époque où les testicules sont en pleine activité. Les bâtonnets en sont droits également, ou peu s'en faut, mais ils sont disposés différemment. Au lieu d'être couchés parallèlement au grand axe du fuseau comme dans le cas précédent, ils sont placés perpendiculairement à ce dernier; ils sont pour ainsi dire plantés par une extrémité sur les filaments achromatiques dans le plan de l'équateur, FIG. 47 *a*. Détail des plus intéressant! puisqu'il établit une nouvelle analogie entre les cellules mâles des deux règnes. Les couronnes dont nous parlons ont en effet une ressemblance frappante avec celles qui ont été signalées dans certaines cellules polliniques par GUIGNARD (2), STRASBURGER (3) et HEUSER (4); elles n'en sont pour ainsi dire que la copie fidèle. De part et d'autre, l'extrémité qui adhère aux filaments est échancrée ou lobée, comme si le bâtonnet s'y était ouvert en deux, et cette particularité se marque dès les premiers stades de la caryocinèse. On peut s'en assurer en comparant notre figure 46 avec les figures correspondantes des auteurs précités; ces figures montrent que, chez les acridiens comme dans les végétaux, les bâtonnets ont déjà la forme qu'ils affectent au sein de la couronne équatoriale à l'issue de la forme pelotonnée.

(1) On trouve néanmoins des couronnes dans lesquelles quelques bâtonnets (1—3) se voient à l'intérieur de ce cercle, c'est à dire au centre du fuseau.

(2) L. GUIGNARD : *Recherches sur la structure et la division du noyau*, etc.; Ann. des Sc. natur., t. XVII, 1884, fig. 9, 32 et 71.

(3) STRASBURGER : *Die Controversen d. indir. Kernth.*; Archiv f. mik. Anat., 1884, Taf. XIV, fig. 68-69.

(4) HEUSER : Bot. Centralb., 1884, n° 1—5, Taf. 11, fig. 34.

Une seule différence se remarque entre les deux sortes d'éléments. Ceux des végétaux sont nettement géminés, tandis que chez les sauterelles le sillon longitudinal n'apparaît pas en dehors de l'extrémité lobulée. Malgré cette légère différence, qui est due sans doute à la grande altérabilité des éléments testiculaires, on peut admettre avec STRASBURGER que ces éléments sont en voie de division longitudinale. Celle-ci s'y marquerait de bonne heure, immédiatement après la scission du boyau pelotonné, pour ne s'achever que plus tard, soit dans la couronne équatoriale, soit seulement dans les couronnes polaires comme nous le dirons tout à l'heure.

B. *Seconde phase de la caryocinèse : formation des couronnes polaires et reconstitution des noyaux.*

1° Les couronnes équatoriales se maintiennent assez longtemps; la preuve en est fournie par leur fréquence même au milieu des préparations. Que se passe-t-il dans ces couronnes? telle est la question qui se pose au début de la seconde phase de la caryocinèse.

En commençant nos recherches nous étions convaincu par les travaux de nos devanciers que nous devions y rencontrer en premier lieu soit la division longitudinale soit la division transversale des bâtonnets. Nous avons dû renoncer à cette idée en présence des faits. Sans doute cette division s'y fait parfois, souvent peut-être, mais sa réalisation ne peut être généralisée; en effet la dislocation des couronnes peut avoir lieu avant sa manifestation, ainsi que nous allons le montrer.

a) *Dislocation des couronnes avant la division longitudinale.*

On sait qu'il est difficile de saisir les premiers mouvements qui se font dans la couronne équatoriale lors de sa dislocation. Cependant nous avons rencontré dans trois ou quatre colonies plusieurs noyaux où cette dislocation ne faisait que commencer, et sur lesquels nous avons pu suivre toutes les *transitions* (1) reliant la FIG. 24 à la FIG. 26. La première de ces figures montre trois bâtonnets qui se mettent en mouvement; leur courbure s'élargit et ils se dirigent par une extrémité, l'un d'eux vers le bas, les autres vers le haut. L'ébranlement se communique à droite et à gauche dans la couronne et bientôt les bâtonnets sont rangés en deux groupes FIG. 26; ils descendent alors rapidement, chacun sur un filament spécial,

(1) Nous soulignons ce mot à dessein, car, n'étaient ces transitions que l'on observe dans les cellules voisines, la fig. 24 pourrait être interprétée dans le sens d'une couronne qui ne serait pas encore complètement achevée.

vers les deux pôles FIG. 27. Cette figure et les suivantes, en particulier la FIG. 31, montrent que le nombre des bâtonnets polaires est de beaucoup inférieur à celui des couronnes équatoriales. A un ou deux près, on peut les compter assez aisément; nous en avons trouvé constamment de 6 à 8 à chaque pôle. Les FIG. 28, 31 et 33 ont été dessinées avec un soin particulier; nous y avons reproduit tous les éléments que nous avons pu y découvrir en élevant et en abaissant le tube du microscope.

Nous venons de dire que les bâtonnets se rectifiaient pour quitter la couronne. Cette particularité n'est pas constante. On trouve en effet assez souvent des images comme celle de la FIG. 28 où tous les éléments ont conservé leur courbure; celle-ci est alors tournée en avant pendant la descente. En général, ils prennent les formes ondulées les plus diverses durant leur marche; mais on trouve aussi des noyaux dont tous les bâtonnets, rectifiés dès l'origine, demeurent tels à tous les moments jusqu'à leur arrivée aux pôles, FIG. 29. Rien donc de plus varié que la manière dont s'exécute l'évolution des tronçons nucléiniens.

La couronne équatoriale à bâtonnets érigés peut se défaire de la même façon. Ses éléments se dirigent alors alternativement d'un côté et de l'autre pour se rendre aux pôles en chevauchant sur un filament distinct FIG. 38.

Il en est de même, chose plus étrange, des couronnes à bâtonnets perpendiculaires. Malgré les indices de division longitudinale qui se marquent dès la fin de la forme pelotonnée, cette division ne s'exécute pas toujours au sein de la couronne. Nous avons en effet constaté plusieurs fois sur des cystes entiers, aussi bien par la méthode de la dissociation que par celles des coupes, que les éléments se rendent aux deux pôles sans avoir subi la moindre modification, FIG. 47, *b* et 48, *b*. Cette constatation est facilitée par le volume considérable et la *forme particulière* des bâtonnets autant que par la restriction de leur nombre; grâce à ces particularités on peut les reconnaître et les compter avec assez d'exactitude. C'est ainsi que chez l'*Ædipoda cœrulea* et l'*Acridium lineola*, où le nombre des bâtonnets de la couronne est souvent réduit à 8 ou 10, on ne trouve à chaque pôle que 4 ou 5 de ces éléments FIG. 48, *b*. En comparant les couronnes équatoriales de la préparation avec ces sortes de couronnes polaires, on acquiert la conviction que celles-ci ne renferment que la moitié des bâtonnets des premières. D'ailleurs, comme nous l'avons dit, les éléments se retrouvent aux pôles avec leur forme caractéristique.

b) Division longitudinale des bâtonnets avant la dislocation.

Sur les jeunes cellules testiculaires du *Stenobothrus* nous n'avons point rencontré d'images d'où l'on pût conclure que la division longitudinale était

en train de s'effectuer. Nous avons été plus heureux en étudiant les couronnes à bâtonnets perpendiculaires et lobés.

Nous avons dit plus haut que les bâtonnets de semblables couronnes peuvent se rendre directement aux pôles, mais il s'en faut qu'il en soit toujours ainsi. Parfois en effet leur division s'achève au sein de la couronne équatoriale; la FIG. 48, *a* en fournit la preuve. Plusieurs des bâtonnets que cette figure renferme sont déjà séparés en deux moitiés qui se portent chacune vers un pôle différent; sur d'autres bâtonnets les moitiés se tiennent encore, mais par une extrémité seulement; enfin au centre on en voit un où la division ne s'est pas encore effectuée. Nous avons constaté ces phénomènes chez plusieurs acridiens, dans certains de leurs cystes; dans l'*Acridium lineola* nous avons rencontré 7 ou 8 figures semblables à la FIG. 48, *a*.

Mais la division longitudinale, sans être prise sur le fait, peut être constatée d'une autre façon : par la supputation des bâtonnets des couronnes équatoriales et polaires, et par la comparaison de leur épaisseur réciproque. Témoin la FIG. 44 où l'on compte un nombre considérable de bâtonnets minces dans chaque couronne polaire; tandis que, à l'équateur, les couronnes ne possèdent généralement que de 10 à 16 éléments, mais qui sont épais et trapus. Témoin encore la FIG. 37 que nous avons observée assez souvent chez le *Stenobothrus*. On aperçoit en *a* dans la zone équatoriale de cette figure de nombreux éléments tenus qui proviennent sans doute du dédoublement des bâtonnets de la couronne et qui ont commencé leur acheminement vers les pôles. Nous rencontrerons de semblables images dans les groupes suivants et nous verrons qu'il convient de les interpréter de la même manière. En *b* les bâtonnets sont arrivés à destination et ils s'ordonnent en couronnes serrées, identiques d'aspect avec celles de la FIG. 44. Les cystes qui offrent ces phénomènes contrastent d'ailleurs singulièrement par leur aspect avec ceux qui renferment des cellules où la division n'a pas eu lieu, ceux qui contenaient les cellules des FIG. 29 et 30 par exemple.

Nous devons mentionner ici une particularité remarquable que nous avons observée plusieurs fois chez l'*Edipoda carulea* et chez une locuste des dunes.

Au moment où la dislocation de la couronne s'effectue, soit avant soit après la division longitudinale⁽¹⁾, les bâtonnets, au lieu de suivre leur marche habituelle vers les asters, se jettent de côté en formant deux groupes, l'un à gauche l'autre à droite de la couronne FIG. 39. Là ils s'orientent plus ou moins en continuant leur marche latérale et en entraînant avec eux les filaments du

(1) Nous n'avons pas rencontré parmi les figures que nous allons expliquer d'image décisive au point de vue de la division équatoriale.

fuseau sans cependant les détacher des pôles. C'est ainsi que ce forment les singulières images que nous reproduisons dans les FIG. 40, 41 et 42. Au lieu de se trouver sur la ligne qui joint les pôles ou les asters, les bâtonnets sont ici placés sur la perpendiculaire à cette ligne, c'est-à-dire dans une situation diamétralement opposée. Quant au fuseau il est ouvert de force, dirait-on, et partagé en quatre arcs ou faisceaux à peu près égaux et reliant de chaque côté les bâtonnets aux asters α . L'aspect de ces faisceaux varie beaucoup : ils sont droits ou courbes, à courbure tournée en dedans ou en dehors, comme on peut le voir dans les figures précitées. Ces variations sont dues sans doute à une différence dans la traction subie par les divers arcs, et aussi peut-être à une inégalité dans la pression exercée sur eux par le protoplasme qui est refoulé latéralement.

Le sort ultérieur de ces images se poursuit aisément. En continuant à s'éloigner les groupes de bâtonnets font prendre à la cellule une forme allongée, opposée de direction à celle qu'elle prend d'ordinaire; mais en même temps les arcs s'applatissent et se rapprochent FIG. 42, parce que le diamètre vertical de la cellule diminue de plus en plus. Enfin les filaments se rectifient en se séparant des deux pôles primitifs et, la pression du protoplasme des asters aidant, ils sont bientôt rassemblés en un faisceau unique de fils ininterrompus au centre de la cellule, FIG. 43 (1). Arrivées à cette dernière phase nos images, si étonnantes d'abord, ne se distinguent plus par aucun caractère des figures normales, à part l'orientation qu'on ne saurait d'ailleurs deviner sans avoir recours aux asters. Heureusement ceux-ci se maintiennent assez longtemps; on en voit encore un au bas de la FIG. 43. C'est grâce à leur présence que l'on peut suivre facilement les évolutions successives que nous venons de décrire brièvement (2).

(1) La manière dont les filaments du fuseau se comportent aux deux pôles dans cette circonstance semble indiquer qu'ils n'y sont pas soudés ou qu'ils ne s'y terminent point; chacun d'eux passe aux pôles en se continuant de l'autre côté pour former un tour ellipsoïdal complet, et les divers plans qui les contiennent représentent des sections pratiquées suivant le grand axe de l'ellipsoïde formé par le fuseau.

(2) A la suite de ses observations sur une espèce de nématode, l'*Ascaris megaloccephala*, E. VAN BENEDEN (Archives de Biologie, 1883, p. 605 — mémoire édité en avril 1884) s'est cru autorisé à poser en thèse générale « que la genèse des globules polaires ne peut être assimilée à une division karyokinétique. » La première raison qu'il apporte à l'appui de cette opinion, et qu'il regarde à elle seule comme décisive, est la suivante : dans toute division cellulaire indirecte le plan suivant lequel s'opère la division est perpendiculaire à l'axe de la figure dicentrique, tandis que dans la formation des globules polaires ce plan passe par l'axe de la même figure. Cet argument perd sa valeur en présence des faits que nous venons de décrire dans les cellules testiculaires des sauterelles; en effet la caryocinèse s'y fait également dans certaines circonstances par le procédé qui, d'après E. VAN BENEDEN, serait caractéristique de la formation du globule polaire de l'*Ascaris* du cheval et du globule polaire en général. Ces faits indiquent que la division qui se fait suivant le plan passant par le grand axe du fuseau, ou la ligne qui réunit les asters, doit être considérée comme un cas particulier de la division cinétique ordinaire.

Arrivés à destination, les bâtonnets, qu'ils se soient divisés ou non, s'ordonnent en couronnes polaires.

On peut voir dans la FIG. 30 la manière dont les bâtonnets rectilignes de la FIG. 29 s'infléchissent et se reploient sur eux-mêmes pour former la couronne de la FIG. 31. Cette couronne, ainsi que celles des FIG. 32 et 33 qui sont vues obliquement, est très régulière et simule dans tous ses détails la couronne équatoriale de la FIG. 25, à part le nombre des éléments qui est ici de moitié moindre, et la largeur de l'espace libre central qui est généralement plus restreint.

Quant aux bâtonnets courts et trapus des couronnes analogues à celles de la FIG. 36, *b*, ils s'ordonnent aussi en étoile, mais sans se courber d'abord, FIG. 38. Il en est de même des éléments échancrés des acridiens. La partie échancrée nous a paru se placer indifféremment soit en bas, c'est-à-dire du côté de l'aster, soit en haut, c'est-à-dire vers l'intérieur du fuseau.

Inutile d'ajouter que lorsque la division longitudinale s'est effectuée avant la descente des bâtonnets, ceux-ci s'ordonnent aux pôles de la même manière, seulement leurs couronnes sont beaucoup plus denses et plus riches en éléments FIG. 44 et 37, *b*.

2° Les couronnes polaires persistent assez longtemps; elles sont en effet communes dans les préparations. Cela se conçoit du reste, car, outre qu'elles doivent s'organiser comme nous l'avons vu, elles doivent aussi subir certaines modifications qui ont pour but la reconstitution du boyau nucléinien, ce qui exige un certain temps.

La première de ces modifications consiste dans la division longitudinale lorsqu'elle n'a pas encore eu lieu. Nous touchons ici à un sujet délicat et nous devons nous contenter de relater les faits observés. Nous n'avons jamais rencontré un cas probant de cette division en dehors des couronnes polaires formées de bâtonnets échancrés; il nous a même plutôt semblé qu'elle n'a pas lieu dans les couronnes comme celles des FIG. 30 à 33, leurs bâtonnets ne faisant apparemment que s'allonger et se souder. Mais il en est autrement des bâtonnets ouverts à une extrémité; ceux-ci se séparent en deux moitiés qui demeurent plus ou moins juxtaposées, la FIG. 48, *b* le démontre clairement. Dans une des couronnes de cette figure la division est achevée, tandis que dans l'autre elle ne se voit encore sur aucun bâtonnet. Nous avons rencontré quatre ou cinq images analogues, trois chez l'*Acridium lincolea* et une ou deux chez l'*Edipoda caerulea*. A notre avis, ces images ne laissent point de doute sur l'existence de la division longitudinale aux pôles. Mais cette division se fait-elle dans tous les cas? Cette question est difficile à trancher par l'observation; ce n'est qu'en s'appuyant sur l'analogie que l'on pourrait y répondre affirmativement.

Quoi qu'il en soit, au bout d'un certain temps les couronnes se défont et le boyau se reconstitue. Il n'est pas aisé de suivre cette reconstitution dans tous ses détails. Les bouts libres des bâtonnets se recourbent en haut, c'est-à-dire du côté opposé aux asters, et en dedans FIG. 32 et 33, en s'allongeant en ligne diamétrale jusqu'à ce qu'ils rencontrent ceux des bâtonnets opposés pour se souder avec eux⁽¹⁾. Nous n'avons jamais vu chez les sauterelles les éléments de la couronne se souder latéralement avec leurs voisins. En *bn* FIG. 32 le boyau est reformé.

Entre temps la portion protoplasmatique du noyau et sa membrane s'élaborent également. Par l'élongation du fuseau les couronnes polaires sont reportées dans le protoplasme granuleux, non loin de la membrane FIG. 30, 33, 38, 43, 44, etc. Pendant que le noyau se forme, les granules du protoplasme font irruption dans le fuseau et s'accumulent parfois à l'entour des bâtonnets d'une manière sensible FIG. 33; mais peu à peu ils s'effacent à partir des couronnes, pour faire place à une auréole hyaline FIG. 32 *an*, à la périphérie de laquelle se dessine bientôt la nouvelle membrane nucléaire FIG. 32 *bn*. Remarquons, en attendant de nouveaux exemples, que cette auréole a une étendue variable. Souvent elle finit à la périphérie des bâtonnets ou du nouveau boyau, et alors la membrane s'établit contre l'élément nucléinien FIG. 45; cependant nous en avons observé à plusieurs reprises des auréoles beaucoup plus larges, analogues à celles de la FIG. 32 *bn*; on voit qu'ici la membrane naît à une grande distance du boyau. Les faits de ce genre nous paraissent des plus intéressants, car ils montrent clairement qu'il y a dans le noyau une portion protoplasmatique indépendante de l'élément nucléinien et que cette portion se renouvelle à chaque caryocinèse. Nous aurons plusieurs fois l'occasion de revenir sur ce détail; nous y insisterons spécialement en parlant des myriapodes.

Une fois le noyau formé, il grandit rapidement. Le boyau nucléinien, qui avait déjà commencé à s'étendre en s'amincissant pendant les stades antérieurs, s'allonge et se rétrécit de plus en plus pour se répandre dans tout le noyau et suivre son accroissement. Peu à peu il prend l'aspect qu'il a dans les noyaux ordinaires, et passe ainsi à l'état de repos FIG. 45.

Pendant que ces phénomènes s'exécutent les granules du cytoplasme continuent à faire irruption dans le fuseau, celui-ci prend ainsi insensiblement l'aspect du protoplasme périphérique et en devient une partie intéressante FIG. 32. La majeure partie du caryoplasma est donc déversée à chaque caryocinèse dans le cytoplasma.

(1) Voir plus loin la reconstitution du boyau dans les arachnides.

II. *Cursoria* : *Forficula auricularis*, Fig. 49 à 55.

La caryocinèse des cellules testiculaires de la forficule présente la plus grande analogie avec celle des sauterelles. Au début de l'activité testiculaire, le boyau à l'état de repos des jeunes métrocytes est bosselé et assez irrégulier de forme; ses anses sont nombreuses et serrées. Au moment de la division il se gonfle et se scinde en tronçons qui sont au nombre de 10 à 14, FIG. 49. Ces tronçons, d'abord assez longs et tortueux, continuent à se contracter en s'épaississant de plus en plus, FIG. 50; ensuite leurs contours déchiquetés s'égalissent et leur diamètre devient uniforme sur toute leur longueur, FIG. 51. A cette époque les bâtonnets sont déjà recourbés en U.

Bientôt ces derniers se portent vers la zone médiane du noyau, comme dans les FIG. 21 et 23 que nous connaissons; ensuite ils s'ordonnent en couronne à l'équateur du fuseau déjà tout formé et muni d'asters, FIG. 52 *a, c*. Cette couronne est aussi belle et aussi régulière que celle des sauterelles. Elle est vue de profil dans la figure que nous venons de mentionner. Elle est vue d'en haut dans la FIG. 53, la partie supérieure des bâtonnets étant mise au point; on n'aperçoit donc que cette portion recourbée et fuyant en dedans. On a représenté l'aster supérieur en projection au milieu de la figure. Le lecteur remarquera que tous les bâtonnets sont comme plantés sur une seule ligne circulaire à la périphérie du fuseau; il arrive cependant qu'on en voit un ou deux à l'intérieur.

La portion protoplasmatique du noyau se présente, à l'étape des FIG. 50 et 51, sous la forme d'une masse homogène, très dense et parsemée de granules à peine visibles; il est rare qu'on y aperçoive des traces d'un réticulum, FIG. 51, à droite. Nous n'avons pu saisir le moment précis où le noyau commence à s'allonger, ni celui où la membrane disparaît. Lorsque les bâtonnets occupent la zone médiane du noyau, les asters et le fuseau sont formés et la membrane est résolue; toutes les images que nous avons vues à ce stade étaient calquées sur les FIG. 23 et 36.

C'est à dessein que nous rappelons la FIG. 36, car les forficules possèdent, comme les sauterelles, une seconde sorte de couronne, la couronne à bâtonnets droits FIG. 55, et qui naît dans certains cystes comme nous l'avons décrit précédemment; inutile d'insister davantage sur ce point.

Nous nous arrêterons peu également sur les phénomènes de la seconde phase caryocinétique. Il nous a paru que la couronne pouvait se défaire de deux manières. La première étape de l'un de ces modes est marquée dans la FIG. 54 en *d*; on y surprend le premier mouvement des bâtonnets de la

couronne. Deux d'entre eux se mettent en marche au milieu des autres qui sont encore en place; leur courbure s'est effacée en partie. En *c*, ils arrivent aux pôles avec la même forme; mais bientôt ils se recourbent en U pour constituer les couronnes polaires *f*. En résumé, tout se fait ici également comme dans la phase analogue chez le *Stenobothrus*. A côté des cystes représentés dans la FIG. 54, on en trouve d'autres dont les couronnes paraissent au contraire subir la division longitudinale, les bâtonnets portant un espace blanc en leur milieu FIG. 51 *a*, *d* et 52 *b*. Mais nous ne pourrions interpréter ces figures qu'en parlant du groupe suivant.

Ajoutons encore que nous n'avons point trouvé dans les *Cursoria* des figures semblables à celles de l'*Edipoda caerulea*, etc. FIG 46 à 48. Nous croyons que ces sortes d'images y font défaut.

III. Gressoria : *Bacillus linearis*, Pl. VIII, Fig. 291 à 299.

La forme pelotonnée du bacille linéaire se scinde, comme dans les groupes précédents. en tronçons éparpillés. Le nombre de ces tronçons est restreint; on en compte de 8 à 10 seulement. Ils sont gros et trapus, légèrement atténués aux extrémités et plus bombés d'un côté que de l'autre, parfois plans d'un côté.

Lorsqu'ils s'arrangent en couronne équatoriale leur grand diamètre se place toujours dans la direction de l'axe du fuseau et leur courbure se dirige vers l'extérieur FIG. 291. Nous n'avons pas rencontré d'autre couronne.

C'est dans cette espèce, parmi les orthopthères, que nous avons pu suivre avec le plus de succès les diverses phases de la division longitudinale au sein de la couronne équatoriale. L'objet se prêtait d'ailleurs à ce genre d'observation, les bâtonnets de la couronne étant volumineux, peu nombreux et largement espacés. Exposons brièvement la marche de cette division.

Elle commence à s'indiquer par l'apparition d'un espace blanc au milieu des bâtonnets jusque là uniformément colorés par le vert de méthyle. D'abord peu marqué et limité à la partie centrale, cet espace s'étend bientôt jusqu'aux extrémités, sans les traverser cependant FIG. 292. En même temps qu'il grandit en repoussant le liséré coloré qui l'entoure, une ligne sombre et estompée vient le traverser dans toute sa longueur, et les extrémités du bâtonnet s'aplatissent et se lobent légèrement FIG. 293. Alors le bâtonnet lui-même s'allonge un peu, sans rien perdre de son diamètre, et ses lobules terminaux sont reportés sur les côtés, les uns à droite, les autres à gauche, ainsi qu'on le remarque dans la FIG. 294. Enfin l'anneau coloré se partage en deux fers-à-cheval dont les branches sont tournées vers l'équateur, FIG.

295. Au début les branches opposées se touchent encore çà et là, ou sont unies par un mince filament, mais elles finissent par devenir indépendantes. A ce moment le bâtonnet fait l'impression de porter une croix blanche dont le bras longitudinal représente l'espace hyalin primitif, et le bras transversal la ligne de séparation des fers-à-cheval. Voilà les faits, essayons de les interpréter.

La tache hyaline qui prélude à la division est produite par l'émigration de la nucléine du centre, et son accumulation à droite et à gauche du bâtonnet. On peut admettre que ce phénomène est dû à l'irruption de la portion liquide de l'enchylème du noyau dans les bâtonnets. Ceux-ci se creusent d'abord, s'ils ne le sont déjà comme certains boyaux que nous connaissons PL. V, FIG. A, g, et la nucléine y est rejetée à la périphérie sous la forme de manteau. Aussi longtemps que ce manteau conserve partout la même épaisseur le bâtonnet tout entier est coloré, seulement il l'est beaucoup plus intensément sur les bords parce que la nucléine y est vue sur une plus grande épaisseur. Mais que le plasma hyalin continue à s'y accumuler, on conçoit qu'il disloque et coupe le manteau à certains endroits et qu'il refoule la nucléine sur les côtés et aux deux extrémités du bâtonnet. La nucléine forme alors, au lieu d'un manteau, un anneau situé dans le plan tangentiel du fuscau et circonscrivant un espace hyalin. A ce moment l'étranglement longitudinal se marque sur le bâtonnet; c'est à la présence de ce sillon au milieu de la bande hyaline qu'est due sans doute la ligne estompée dont nous avons parlé, et que les extrémités doivent également de se lobes.

Pour expliquer ce qui se passe ensuite au sein du bâtonnet il faut admettre que l'étranglement s'achève rapidement au milieu, c'est-à-dire dans la portion hyaline; tandis qu'il marche avec lenteur aux deux extrémités, c'est-à-dire dans l'anneau de nucléine : chose bien naturelle d'ailleurs, cet anneau opposant à la marche du sillon une résistance plus considérable que le plasma liquide.

Nous disons que c'est dans la partie centrale et hyaline que la division s'achève en premier lieu. En effet, les deux moitiés se séparent et s'éloignent sans tarder dans deux directions opposées, comme l'indiquent les flèches des FIG. **293** et **294**, tout en restant unies par leurs extrémités. C'est cette union qui détermine leur courbure vers le haut et vers le bas et qui fait en outre que les extrémités elles-mêmes, tirillées obliquement dans deux sens différents, sont reportées latéralement à des hauteurs égales ou inégales suivant la régularité du mouvement, FIG. **294**. La traction continuant, les deux moitiés se séparent. Tantôt cette séparation se fait avec netteté, tantôt les lobes extrêmes demeurent rattachées par un mince filament, suivant que l'étranglement y est achevé ou non à ce moment.

Ainsi naît la FIG. 295. On y voit deux rangées de bâtonnets en U qui se regardent, et séparées seulement par une mince bande incolore : le bras transversal de la croix signalée précédemment.

Telle est, selon nous, la marche du phénomène. Nous avons vu les images que nous venons de décrire reproduites sur plusieurs cellules, renfermées dans trois cystes différents, avec une régularité qui nous a frappé.

Nous nous trouvons donc ici en présence d'un mode de division longitudinale qui, au moment où nous en sommes arrivés, simule à s'y méprendre une division transversale; on peut s'en assurer en jetant un regard sur la FIG. 295. Les bâtonnets y paraissent en effet avoir été coupés en deux moitiés par le bras transversal de la croix dans le plan de l'équateur du fuseau. Celui qui n'aurait point aperçu les stades intermédiaires des FIG. 293 et 294, serait sans nul doute enclin à se prononcer dans ce sens. L'illusion peut être d'autant plus complète, que les deux branches du fer-à-cheval se collent l'une à l'autre avec une extrême facilité; au lieu des U ouverts on n'a plus alors devant soi que des U fermés, c'est-à-dire des masses homogènes ou compactes, plus ou moins prismatiques, ainsi que le montre la FIG. 297. Imaginons que les bâtonnets de la couronne équatoriale de la FIG. 291 aient été divisés en leur milieu par un plan équatorial, et nous obtiendrions deux séries parallèles de bâtonnets de moitié plus courts, c'est-à-dire la copie exacte de la FIG. 297.

Nous pouvons maintenant parler des FIG. 51 *a, d* et 52 *b* de la forficule. Dans la première de ces figures la division des bâtonnets est à son début, comme dans la FIG. 292. Quant à la seconde elle est susceptible de deux interprétations. Ou bien elle correspond à la FIG. 293 dans laquelle la ligne sombre du sillon ne serait pas visible, ou bien elle représente l'étape de la FIG. 295, c'est-à-dire que les deux moitiés des bâtonnets sont en voie de séparation, mais se tiennent encore par des prolongements étirés.

Nous n'avons pu constater les phénomènes précédents que sur des préparations fraîches, traitées par le vert de méthyle et l'acide osmique (p. 211). Sur les coupes microtomiques pratiquées à travers les cœcums testiculaires fixés par la liqueur de FLEMING, nous n'avons rien vu de semblable. En dehors de la couronne équatoriale, nous n'avons observé que deux sortes d'images, celle de la FIG. 292, et celle de la FIG. 297; celle-ci a été dessinée sur une pareille préparation. Tous les stades principaux de la division sont donc effacés et l'observateur qui n'aurait eu recours qu'à cette méthode concluerait logiquement à l'existence de la division transversale. Nous avons vu du reste dans la partie historique (p. 245 et sqq.) que telle est la conclusion qui a été tirée par les observateurs.

Les phénomènes subséquents n'offrent rien de particulier. Les deux séries de bâtonnets, FIG. 296, se retirent rapidement vers les pôles où ils se rangent en couronne sans changer de forme, FIG. 298.

Nous avons remarqué à quatre ou cinq reprises chez le *Bacillus* la FIG. 299; nous avons même rencontré un cyste où toutes les couronnes polaires étaient semblables. Ces images ne sont susceptibles que d'une seule interprétation. La division longitudinale, qui s'annonçait par l'espace blanc et elliptique que portent les bâtonnets, ne s'est pas effectuée à l'équateur; les bâtonnets de la couronne équatoriale se sont acheminés vers les pôles sans subir de changement. La division longitudinale s'y achèvera-t-elle? On peut le penser, mais nous n'avons pu recueillir aucune donnée satisfaisante sur ce point.

Second type.

Nous avons annoncé, en commençant cet article, l'existence d'un second type de caryocinèse chez les orthoptères. Ce type se distingue de celui que nous venons de décrire par la façon dont s'exécutent les phénomènes de la première phase de la division, ceux de la seconde s'y faisant d'une manière identique. La différence essentielle qui les sépare réside dans le mode de scission du boyau nucléinien, au seuil de la caryocinèse. En effet, dans le second type, les anses nucléiniennes se disposent d'abord parallèlement les unes aux autres et à l'axe du fuseau futur; ensuite elles se coupent aux deux extrémités FIG. 54, *a*. Les longs bâtonnets qui en résultent, déjà orientés, n'auront plus qu'à se raccourcir sur place, FIG. 54, *b*, et parfois à s'infléchir en leur milieu vers l'intérieur du fuseau, pour former les couronnes équatoriales.

Ces phénomènes seront décrits tout-à-l'heure avec soin chez les coléoptères; c'est pourquoi nous nous contenterons d'en mentionner la présence dans les sauterelles (1) aussi bien que dans la forficule, seulement nous l'avons observé beaucoup plus rarement dans les premiers de ces animaux. Sans vouloir affirmer, loin de là, qu'il n'existe pas dans le *Bacillus*, nous devons avouer cependant que nous n'avons rencontré que le premier mode dans cette espèce. Notons en outre que ce second type de division produit, comme le premier, des couronnes équatoriales à bâtonnets infléchis FIG. 54, *c*, et à bâtonnets érigés FIG. 55, et qu'il se rencontre à l'exclusion du premier dans certains cystes comme celui de la FIG. 54. Nous n'avons jamais vu les deux modes mis en jeu à la fois ni dans un cyste, ni dans une cellule multinucléée.

(1) C'est probablement ce mode de scission que BALBIANI a observé dans l'ovaire du *Stenobothrus pratorum*. Nous n'avons pas étudié cet objet.

Observations antérieures.

Avant d'abandonner ce groupe, comparons brièvement les observations précédentes avec celles de BALBIANI, de BÜTSCHLI et de MAYZEL qui, nous l'avons vu, ont parlé de la division indirecte chez certains orthoptères (1).

A en juger par leurs descriptions, ces savants n'ont observé que le second type de la caryocinèse; ils ne disent rien en effet qui rappelle la scission de la forme polotonnée en tronçons irrégulièrement éparpillés dans tout le noyau, suivant le schéma ordinaire de la salamandre, etc., et des végétaux.

Les bâtonnets distincts du noyau au repos, mentionnés par BALBIANI, sont pour nous les anses du boyau continu. L'épaississement de ces bâtonnets au début de l'activité nucléaire n'est pas due à une coalescence des bâtonnets primitifs, mais au gonflement du boyau passant à la forme pelotonnée.

BALBIANI, BÜTSCHLI et MAYZEL ont très bien vu la disposition parallèle des éléments nucléiniens à l'intérieur du noyau au début de la division (notre FIG. 54, *a*) et leur raccourcissement subséquent (*b*); mais ils n'ont pas signalé la couronne équatoriale à bâtonnets recourbés (*c*); leur plaque équatoriale n'est en effet que le stade antérieur à notre couronne (2). Cependant il est possible que BÜTSCHLI et MAYZEL l'aient aperçue sans toutefois en reconnaître la valeur ni la constitution. En effet les deux plaques parallèles formées de bâtonnets plus courts et résultant prétendument du clivage transversal de leur plaque équatoriale, pourraient bien n'être que les deux lignes de gros points que nous avons signalées comme représentant la section optique ou les extrémités libres et superposées des bâtonnets de notre couronne FIG. 24 et 52 *a, c*. Seulement la liaison entre ces extrémités leur aurait échappé; ils n'auraient point vu l'arc intérieur qui les unit, sans doute parce qu'il est plus ou moins dérobé lorsque les bouts sont au foyer. Mais il se pourrait aussi que les deux plaques parallèles signalées par ces observateurs soient formées par les bâtonnets issus de la division longitudinale et dont les branches se seraient agglutinées en une masse homogène, ainsi que nous l'avons fait remarquer en parlant du *Bacillus*, surtout à propos des FIG. 296 et 297.

Il est presque inutile d'ajouter après la description que nous avons donnée plus haut de la dislocation de la couronne équatoriale et de la reconstitution des noyaux, que nos observations sur ces deux points diffèrent de celles de nos prédécesseurs. Ces observations nous ont en effet conduit aux résultats suivants :

(1) Voir plus haut, p. 245 et suivantes.

(2) Il se pourrait que ces savants aient vu la couronne à bâtonnets droits, mais les dimensions que BÜTSCHLI donne à la plaque équatoriale indiquent un stade antérieur.

Vraisemblablement la couronne équatoriale ne se clive pas en deux moitiés suivant le plan équatorial; ses éléments se rendent directement aux pôles, ou bien ils se divisent longitudinalement.

Les bâtonnets nucléiniens ne se fusionnent pas au sein des couronnes polaires en une masse amorphe; ils conservent au contraire leur indépendance pendant toute la durée de la reconstitution des nouveaux noyaux.

Enfin les filaments du fuseau ne sont pas repris ou absorbés par ces mêmes noyaux, puisqu'ils deviennent une partie intégrante du protoplasme cellulaire.

II. Coléoptères, Pl. IV, Fig. 113 à 162.

Nous avons suivi la caryocinèse dans un nombre assez considérable de coléoptères. Nous choisissons comme exemples les espèces suivantes, parce que les phénomènes qu'elles présentent résument tous ceux que nous avons observés : l'*Harpalus griseus* FIG. 113 à 123, la *Procustes coriaceus* FIG. 124 à 128, la *Feronea anthracina* FIG. 129 à 133, la *Steropus madida* FIG. 134 à 156, la *Feronea nigerrima* FIG. 157 et 158, la *Cetonia hirtella* FIG. 159 et 160, et enfin l'*Hydrophilus piceus* FIG. 161 et 162.

Les cellules testiculaires des coléoptères ont un protoplasme ordinaire et relativement fourni à l'état de repos, ou lorsqu'elles entrent en activité. Mais à mesure que cette activité se manifeste et qu'elles prolifèrent, on y aperçoit souvent des vacuoles; ces vacuoles deviennent surtout sensibles pendant la cytodiérèse et au moment où les spermatozoïdes vont se former. Ce sont ces enclaves qui donnent à la Pl. IV son facies particulier (1). Le noyau contient un boyau continu, mais irrégulier, bosselé et présentant des circonvolutions tourmentées qui semblent former un réseau à mailles inégales. On n'y voit ni stries, ni disques; la nucléine y est donc répandue d'une manière uniforme.

Première phase.

Le mode de division que nous avons décrit en premier lieu chez les sauterelles, celui dans lequel *les bâtonnets sont éparpillés sans ordre apparent*, existe aussi parmi les coléoptères. Nous avons reproduit dans la FIG. 158 le plus bel exemple que nous en ayons rencontré; il est tiré de la *Feronea nigerrima*. Le boyau pelotonné se scinde d'abord en tronçons inégaux, mais généralement très longs *a*, qui se segmentent à leur tour en bâtonnets définitifs. Ceux-ci se mettent alors en mouvement et se rassemblent dans la zone

(1) Ces vacuoles se rencontrent également dans les autres groupes, nos figures le prouvent; mais elles nous ont paru plus communes et plus accentuées chez les coléoptères.

médiane du noyau *b*; ce mouvement commence souvent à l'un des pôles, ainsi que cela s'est fait en *a*. Ensuite ils s'orientent pour former la couronne équatoriale, soit à bâtonnets recourbés FIG. 157 *c* (1), soit à bâtonnets droits FIG. 158 *d*. On le voit, tous ces phénomènes sont la copie fidèle de ceux que nous avons signalés chez les orthoptères.

Mais ce mode de caryocinèse nous a paru assez rare chez les coléoptères. Nous l'avons rencontré, il est vrai, dans la plupart des espèces, mais sans profusion; c'est évidemment le second mode, celui qui est caractérisé par la *disposition parallèle des anses nucléiniennes* dès le début, qui y acquiert la prépondérance. Nous allons nous en occuper spécialement.

Au commencement de la division, le caryoplasma devient homogène et brillant FIG. 113; en même temps les circonvolutions nucléiniennes se gonflent et se marquent davantage, sans trop se régulariser cependant FIG. 134, et elles s'orientent visiblement par rapport à l'axe du fuseau futur en prenant, pour la plupart, une position parallèle à cet axe FIG. 114, 125, 135. Pendant que ce travail intérieur s'achève, le noyau s'allonge un peu, les asters se dessinent et le caryoplasma se strie de filaments longitudinaux et parallèles. Ces divers phénomènes nous ont généralement paru concomitants. A ce moment la membrane nucléaire s'observe encore nettement sur les noyaux vus de côtés FIG. 114, 125, mais surtout sur les noyaux vus d'en haut et en coupe optique équatoriale FIG. 126. La cellule binucléée dont nous reproduisons le dessin dans cette dernière figure était au même stade que celle de la FIG. 125, et provenait du même cyste : elle portait des asters et ses anses nucléiniennes étaient amenées au parallélisme, on voit du reste la section de ces anses sur la figure. C'est à dessein que nous insistons sur ces détails que l'on peut du reste constater assez aisément en déplaçant les cellules dans la préparation.

Bientôt l'allongement du noyau s'accroît aux deux pôles, FIG. 115, 136, en prenant la forme d'un fuseau; les anses tiraillées se coupent aux deux extrémités FIG. 137, sans doute par le fait même de l'étirement qu'elles subissent. Elles deviennent ainsi autant de tronçons parallèles, nettement séparés les uns des autres FIG. 137, 116, et couchés chacun sur un des filaments achromatiques qui ont subi la même extension que les éléments nucléiniens. C'est pendant cet allongement du noyau que sa membrane disparaît. Il semble en effet que cette membrane existe encore dans les FIG. 115 et 136; tandis que dans les FIG. 137 et 116 elle est sûrement dissoute. On remarquera que dans la FIG. 137 les granules du cytoplasme se sont répandus abondamment entre tous les bâtonnets.

(1) Cette figure est tirée d'un autre cyste où le même mode de scission du noyau se voyait encore dans quelques cellules où la division était attardée.

Une fois que les anses du boyau sont coupées, le fuseau devient de plus en plus visible aux deux pôles pendant l'expansion du noyau; cela provient de ce que les tronçons nucléiniens demeurent en place, comme s'ils ne subissaient plus de traction à partir du moment où ils deviennent indépendants. Il y a plus, ces tronçons ne tardent pas à diminuer de longueur. Ils se contractent en effet et s'épaississent en proportion, tout en restant étendus sur le fil qui les porte, FIG. 117, 129, 138. Ils se réduisent ainsi considérablement, FIG. 139, 145, jusqu'au stade de la couronne équatoriale.

Cette couronne est double. Tantôt le milieu des bâtonnets s'infléchit en dedans pendant que leurs extrémités libres se détachent du filament pour se porter vers l'extérieur. Ainsi se constitue la couronne équatoriale à éléments recourbés en U des FIG. 118, 140, 161; cette couronne ressemble tout à fait à celle du premier type FIG. 157, et à celle des orthoptères PL. II, FIG. 24, 52 a, c et 54, c. Mais il arrive aussi fréquemment que l'incurvation des éléments fait défaut; ils continuent à se rétracter de plus en plus pour former la couronne à bâtonnets droits, courts et trapus, qui est représentée dans la FIG. 159 a (1).

Nous avons toujours rencontré ces deux sortes de couronnes dans des colonies différentes.

Vues d'en haut, les couronnes offrent le même aspect. Les bâtonnets, soit droits soit courbés, y sont disposés très régulièrement les uns à côté des autres à la périphérie du fuseau; néanmoins il en reste presque toujours plusieurs, deux à quatre, à l'intérieur, à peu près comme cela se voit dans la FIG. 126, à gauche. Ce fait prouve que la distribution des bâtonnets n'a guère changé pendant les diverses phases qui sont indiquées par les FIG. 137 à 140; peut-être y en a-t-il quelques-uns qui se sont portés sur le cercle extérieur en s'insinuant parmi ceux qui y étaient déjà installés, mais le nombre doit en être restreint.

Seconde phase.

1° Nous avons dit précédemment que les phénomènes de la seconde phase de la caryocinèse sont communs aux diverses variétés de couronnes; mais nous avons dit aussi que ces phénomènes, à leur début, peuvent varier d'une cellule à l'autre, suivant que les éléments subissent ou ne subissent pas la division longitudinale à l'équateur. Nous allons voir qu'il en est de même chez les coléoptères.

(1) Voir aussi les colonies de l'hydrophile, représentées par GILSON dans la PL. III, FIG. 49, Les bâtonnets des couronnes de cette figure sont droits également; ils sont même un peu courbés en dehors, particularité qui se remarque aussi dans d'autres espèces.

a) *Dislocation de la couronne sans division préalable.*

Nous avons constaté plusieurs fois l'absence de division longitudinale au sein de la couronne équatoriale. La FIG. 162 représente la dislocation de cette couronne dans une jeune métrocyte de l'*Hydrophilus piceus*. Les deux bâtonnets de côté sont encore en place; les autres sont distribués en deux groupes qui se séparent. On a eu soin de dessiner *tous* les éléments qu'on a pu découvrir en faisant mouvoir l'objectif; ils sont au nombre de 10; dans d'autres cellules on en a compté 12. Ce nombre est égal à celui des bâtonnets de la couronne équatoriale. En mettant au point la partie supérieure des fuseaux, on y voit généralement 3 bâtonnets d'un côté de l'équateur et 3 de l'autre; en abaissant l'objectif, on trouve les autres en nombre sensiblement égal. Dans les couronnes polaires vues de face on ne compte non plus que 5 ou 6 éléments; dans tous les cas il est aisé de s'assurer que leur nombre est beaucoup plus restreint que dans la couronne équatoriale. La numération était assez aisée dans ces jeunes cellules-mères parce que leurs bâtonnets étaient volumineux et espacés. Nous avons vu dans une préparation, une vingtaine de cellules semblables à côté l'une de l'autre et qui provenaient vraisemblablement d'une même colonie. Il semble également que dans le cyste figuré par GILSON (1), toutes les couronnes subissent à la fois ce mode de dislocation. En serait-il ainsi généralement lorsque ce mode se présente? La chose n'est pas impossible. D'autres faits, sur lesquels nous insisterons, semblent prouver que les processus biologiques s'exécutent toujours avec une grande uniformité dans les cellules d'une même colonie.

Nous avons remarqué deux fois le même mode de dislocation de la couronne équatoriale chez l'*Harpalus griseus*, et deux fois également chez la *Cetonia hirtella*, sur un certain nombre de cellules juxtaposées et qui semblaient provenir d'une même colonie. Nous avons représenté les couronnes d'une de ces cellules dans la FIG. 120 *a* et *b*. Enfin selon nous la FIG. 131 doit être interprétée de la même façon; les bâtonnets de la couronne s'y déplacent sans avoir subi de modifications, comme ceux des FIG. 24 et 54*d*, pour se rendre directement aux pôles.

Nous n'avons pu constater si la division longitudinale se faisait ensuite aux pôles. Nous sommes assez enclin à l'admettre d'après ce que nous avons vu chez l'hydrophile. A côté des couronnes polaires composées seulement de 4 ou 5 gros bâtonnets, nous en avons trouvé d'autres formées de bâtonnets beaucoup plus minces et plus serrés (comme dans la FIG. 123). Ensuite la tache hyaline qui se voit sur certains bâtonnets de la FIG. 162 semble indiquer

(1) Mémoire précédent, Pl. III, fig. 49.

le commencement d'une division⁽¹⁾; mais nous n'avons point vu les bâtonnets des couronnes polaires en voie de segmentation.

b) *Dislocation de la couronne accompagnée de division.*

Cependant, si nous interprétons bien les phénomènes, la division longitudinale se fait en règle générale à l'équateur avant le départ des éléments; nous croyons en effet l'avoir constatée sur un nombre assez considérable d'espèces.

La segmentation des bâtonnets s'exécute avec une grande uniformité, et est pour ainsi dire calquée sur celle du *Bacillus linearis*. Nous pourrions donc nous contenter de la décrire brièvement dans l'un ou l'autre type. Nous choisissons de préférence la *Feronea anthracina* et la *Cetonia hirtella* parce que ce sont ces espèces qui nous ont fourni les meilleures images.

La FIG. 132 a montre les débuts de la division des bâtonnets recourbés de la couronne équatoriale de la *Feronea* : les bâtonnets y sont incomplètement traversés par une bande hyaline. Cette figure correspond à la FIG. 293 du *Bacillus*. Durant le stade de la FIG. 132 b, les moitiés se séparent : les unes sont déjà libres, les autres se tiennent encore plus ou moins fortement. Enfin dans la FIG. 132 c leur indépendance est complète, et elles s'acheminent vers les pôles en marchant de front et la courbure en avant. Les images 132 b et c correspondent aux images 295 et 296 du *Bacillus*.

Nous représentons dans les FIG. 159 et 160 la segmentation des bâtonnets droits chez la *Cetonia hirtella*. Dans la couronne équatoriale FIG. 159 a, les éléments sont pleins et uniformément colorés par le vert de méthyle. Au moment de la division, le corps du bâtonnet est marqué d'une bande hyaline centrale d'une grande netteté, mais qui s'arrête près des extrémités; celles-ci sont cependant légèrement incisées FIG. 159 b. Pour se séparer, les deux moitiés exécutent des mouvements opposés qui les amènent dans la position qu'elles occupent dans la FIG. 160 a. En b de la même figure, la séparation est achevée. Les deux séries parallèles des nouveaux éléments vont maintenant se rendre aux pôles, leur courbure toujours dirigée vers ces derniers. Comme on le voit, la FIG. 160 n'est que la copie des figures correspondantes de la *Feronea* et du *Bacillus*, figures que nous connaissons.

Les images que nous venons d'expliquer sont loin de présenter partout la même netteté, alors même que l'on fait usage du vert de méthyle et de matériaux vivants et fixés sur l'heure. Le plus souvent on obtient la FIG. 128 b ou la FIG. 130, suivant que les moitiés se tiennent encore ou sont

(1) Ces arguments ne sont pas suffisants pour imposer la certitude. En effet il se pourrait que les cellules ayant des couronnes à bâtonnets minces et nombreux provinssent d'un autre cyste dans lequel la division s'était effectuée à l'équateur. Ensuite il n'est pas prouvé qu'une division commencée *doit* s'achever. Pourquoi le boyau ne pourrait-il pas se reformer à l'aide de bâtonnets creux, puisqu'il est parfois creux lui-même?

séparées. Sur les coupes microtomiques ces dernières images sont les plus fréquentes de toutes, ou plutôt les seules que l'on rencontre en dehors de la couronne équatoriale à bâtonnets pleins. On se croirait donc ici également⁽¹⁾ en présence d'une division transversale, à son début dans la FIG. 128 *b*, achevée dans la FIG. 130 : illusion, il est inutile de le rappeler, qui est causée par la fusion des deux branches de chaque bâtonnet en une masse homogène.

Parmi les espèces que nous avons étudiées, il n'y en a qu'une où nous n'ayons point vu l'une ou l'autre étape de la division longitudinale, c'est l'*Harpalus griseus*. Cette division y existe cependant : les FIG. 119 et 123 le prouvent. On a dessiné dans la FIG. 119 tous les bâtonnets de l'hémisphère supérieur du fuseau ; ils sont en nombre sensiblement égal dans chaque série au nombre des bâtonnets de la partie correspondante de la couronne équatoriale de la FIG. 118. Les éléments sont d'ailleurs beaucoup plus minces dans la FIG. 119. On remarquera en passant qu'ils sont irréguliers et comme étirés ; on dirait qu'ils ont été séparés l'un de l'autre dans la couronne par une traction violente. Nous avons rencontré assez souvent de pareilles images dans les coléoptères. Le nombre considérable et la grande ténuité des bâtonnets des couronnes polaires de la FIG. 123 accusent également l'existence de la division longitudinale ; mais ces sortes d'images ne peuvent nous renseigner sur le lieu où s'est effectuée la division, elles ne nous disent point si elle a eu lieu à l'équateur ou au pôles seulement.

2° En employant la méthode de la dissociation on obtient de belles couronnes polaires qui frappent, malgré leur petitesse, par la régularité de leur ordonnance et l'indépendance mutuelle de leurs éléments, FIG. 123, etc. Avec des matériaux préalablement durcis il n'en est pas toujours ainsi ; le plus souvent les bâtonnets des couronnes y sont accolés et forment une masse plus ou moins distinctement lobée ou striée.

La reconstitution du noyau se fait au milieu du protoplasme granuleux de la cellule, dans lequel les couronnes polaires sont rejetées par l'allongement du fuseau, FIG. 121, 122, 123, 143, 148 et 149. Cet allongement est en effet très considérable, il est tel vers cette période que, malgré l'élongation concomitante de la cellule, le fuseau est forcé de se courber ou de se replier sur lui-même en poussant les couronnes devant lui, comme on peut le constater sur les FIG. 144, 154, etc. C'est ainsi que ces dernières sont amenées à occuper les positions les plus diverses au sein du protoplasme, suivant la direction et l'étendue des mouvements du fuseau. Nous avons mentionné des faits semblables chez les orthoptères, FIG. 44 et 45, et nous en retrouverons d'analogues dans les groupes suivants.

(1) Voir plus haut, p. 265.

En général les asters disparaissent pendant l'élongation du fuseau, ainsi qu'on peut le voir sur les figures précitées. Cependant nous en avons trouvé plusieurs qui s'étaient maintenus, malgré les mouvements de la couronne, jusqu'au début de la reconstitution des noyaux.

La membrane nucléaire s'organise de bonne heure, au stade de la FIG. 163, à la périphérie d'une auréole un peu plus claire que le protoplasme environnant. Cette membrane se distingue facilement dans les FIG. 147, 150 et suivantes.

Il est plus difficile de suivre les changements qui surviennent dans les couronnes polaires à cause de la petitesse de leurs éléments. Il nous a semblé que les couronnes commençaient par se disloquer; on voit en effet leurs bâtonnets gisant pêle-mêle dans l'auréole hyaline avant la formation de la membrane nucléaire, et même après l'élaboration de cette dernière FIG. 148. La réunion des bâtonnets en filament ne se ferait donc que progressivement à l'intérieur du noyau déjà tout formé. La série des FIG. 150 à 156 est de nature à appuyer cette manière de voir. Ces figures ont été dessinées avec soin et, malgré que ces sortes d'observations soient laborieuses et délicates, nous croyons cependant ne pas être éloigné de la vérité.

III. Lépidoptères, Pl. III, Fig. 89-100.

Les testicules, comme on le sait, sont déjà développés dans beaucoup de chenilles de lépidoptères; c'est là que nous avons, à l'exemple de MAYZEL, puisé nos matériaux pour l'étude de la caryocinèse.

Nous avons fouillé à ce point de vue un assez grand nombre de chenilles, en particulier celles de la *Chelonia Caja* et de l'*Arctia fuliginosa*; nos figures proviennent de ces deux espèces.

Première phase.

Nous retrouvons dans ce groupe les deux modes de division qui mettent fin à la forme pelotonnée, ainsi que les deux variétés de couronne équatoriale. La caryocinèse des lépidoptères est tellement semblable à celle des coléoptères que, pour éviter les redites et les figures inutiles, nous en donnerons seulement quelques exemples.

Les grands cystes, ou colonies, des lépidoptères facilitent beaucoup l'observation, car, s'il est vrai que toutes les cellules qu'ils renferment se divisent en même temps, la coïncidence entre les diverses phases n'est pas toujours tellement rigoureuse qu'on n'y rencontre à la fois divers stades de la caryocinèse; en effet lorsque l'aiguille actionne une de ces colonies la préparation est émaillée de figures caryocinétiques parfois fort différentes.

Dans son dernier travail (1881), MAYZEL a signalé la forme pelotonnée; c'est en effet par elle que la division débute chez les lépidoptères comme partout ailleurs. Le boyau des noyaux quiescents des grands cystes est souvent irrégulier et tortillé sans ordre, de façon à simuler un réticulum FIG. 94; mais dans les jeunes colonies de la plupart des chenilles que nous avons examinées il forme un filament continu des mieux caractérisé. Quel que soit son état, il s'épaissit et se régularise au moment de la division; la FIG. 95 donne une bonne idée de la forme pelotonnée, en supposant que les tronçons de cette figure sont rattachés entre eux.

Pendant cette première période nous n'avons que rarement remarqué des indices de réticulum dans le plasma nucléaire; celui-ci est presque toujours hyalin et homogène d'aspect, ou finement granuleux FIG. 95.

Nous avons maintes fois constaté la présence des asters à la fin de la forme pelotonnée, FIG. 95. MAYZEL a donc eu raison de dire qu'ils apparaissent de bonne heure; mais le lecteur se souviendra que cette particularité ne constitue pas une propriété caractéristique des lépidoptères.

La scission du boyau pelotonné se fait de deux manières : en tronçons allongés et parallèles, et en bâtonnets courts et éparpillés dans toute la cavité du noyau.

Le premier de ces modes s'exécute à la façon ordinaire; c'est pourquoi nous renvoyons le lecteur aux FIG. 114, 115 et 116, ou aux FIG. 135, 136 et 137 qui indiquent exactement ce qui se passe ici. Notons cependant une particularité que nous avons remarquée deux ou trois fois chez l'*Arctia*. Nous y avons rencontré quelques cystes où la division s'effectuait un peu autrement FIG. 95 et 89, à peu près comme dans la libellule FIG. 78 et 79. Les anses du peloton se coupent en plusieurs temps, et avant d'être amenées au parallélisme FIG. 95 (1); ce n'est que plus tard qu'elles se rangent en faisceau FIG. 89. Mais à partir de ce moment les phénomènes sont identiques; les tronçons, appuyés chacun sur un filament, se raccourcissent en se contractant de plus en plus. Alors, ou bien ils s'infléchissent en dedans comme dans la FIG. 92, ou bien ils demeurent érigés comme dans la FIG. 100, suivant les cystes, pour former la couronne équatoriale.

Le second mode s'exécute de la manière suivante dans les premières colonies de la *Chelonia Caja*, que nous prendrons comme exemple. Le peloton dérivé du noyau de la FIG. 94 se scinde en cinq ou six tronçons de longueur diverse FIG. 95, qui se divisent à leur tour en tronçons de plus en plus petits. La division est achevée dans la FIG. 96 (2). On voit dans cette figure

(1) Cette figure provient de la *Chelonia*, mais celles de l'*Arctia*, dont nous parlons, lui étaient tellement semblables que nous avons jugé inutile de les reproduire.

(2) Dans cette figure le graveur a placé le noyau horizontalement au lieu de lui conserver la position verticale qu'il occupe dans toute la série.

vingt-quatre bâtonnets trapus, ayant sensiblement la même longueur et éparpillés dans un plasma hyalin où l'on remarque assez souvent des granules d'une extrême petitesse.

Ensuite le noyau s'allonge fortement en s'effilant aux deux extrémités, FIG. 97 et 98. Nous n'insisterons pas sur la disparition de la membrane; le cytoplasme, riche en granules, rend l'observation difficile après l'action de l'acide osmique. Toutefois nous ferons observer que l'aspect des noyaux, qui sont à l'étape de la FIG. 97, est fort variable sur les préparations traitées seulement par le vert de méthyle. Les uns sont hyalins et bien limités comme s'ils possédaient encore leur membrane; les autres sont plus sombres et plus granuleux : ce qui semble indiquer que leur membrane a disparu et que le cytoplasme les a envahis. Aux étapes suivantes, le fuseau reprend toujours son aspect hyalin primitif, et il tranche nettement sur le cytoplasme environnant.

Les bâtonnets répandus sur toute l'étendue du fuseau naissant, ou d'un côté seulement — comme dans les sauterelles — se portent bientôt vers la zone médiane FIG. 98, où ils se rapprochent et se pressent de plus en plus FIG. 99. Il ne leur reste plus alors, pour former la couronne équatoriale, qu'à se ranger côte à côte et suivant l'axe du fuseau, en même temps que celui-ci se renfle fortement à l'équateur FIG. 100. Cette couronne est toujours d'une régularité mathématique, et riche en éléments; celle que nous figurons ici avait 28 bâtonnets, dont 20 à la périphérie et 8 à l'intérieur. Nous n'avons pas observé de couronne à bâtonnets recourbés dans les colonies de *Chelonia*, où le mode de scission que nous venons de décrire avait été mis en œuvre.

A ce moment, les asters sont pleinement développés. Leurs rayons, nombreux et délicatement marqués, envahissent tout le cytoplasme comme dans les panorpes, et se rejoignent à l'équateur; la cellule est alors comme percée à jour et semble faite de gaze argentée.

Les deux modes de formation de la couronne équatoriale, que nous venons d'esquisser, se retrouvent dans les diverses espèces de lépidoptères. C'est ainsi que, si nous voulions représenter le premier mode chez la *Chelonia Caja* qui nous a servi de type pour le second, nous n'aurions qu'à reproduire les FIG. 134—140, PL. IV de la *Steropus madida*, et répéter la description que nous en avons donnée en parlant des coléoptères. Notons cependant que la scission de la forme pelotonnée en bâtonnets allongés et parallèles nous a paru de loin la plus fréquente. Ajoutons enfin que ces deux modes ne se rencontrent jamais simultanément dans le même cyste; s'ils se présentent dans une colonie, ce ne peut être qu'à des époques différentes ou à des divisions successives.

Deuxième phase.

Nous n'avons jamais observé la dislocation directe ou immédiate de la couronne équatoriale des lépidoptères; les éléments nucléiniens y subissent généralement la division avant de s'acheminer vers les pôles. Mais quelle division subissent-ils?

Nous avons vu dans l'introduction historique (p. 246) que MAYZEL (1881) admet la division transversale chez les *Liparis*, etc. La plaque équatoriale, la couronne de notre FIG. 100, se cliverait en deux plaques parallèles renfermant chacune le même nombre de bâtonnets de moitié plus courts, *b* de notre FIG. 93.

Sans avoir rencontré dans les chenilles des images aussi démonstratives que chez les coléoptères, nous croyons cependant pouvoir y admettre également la division longitudinale. En effet nous avons observé fréquemment l'image de la FIG. 93 *a*, provenant de l'*Arctia*. Les deux lignes de bâtonnets de MAYZEL, FIG. 93 *b*, y sont remplacés par des fers-à-cheval dont les branches se regardent et se touchent encore pour ainsi dire. Cette figure correspond selon toute apparence aux FIG. 132 *b*, 160, 295 et 296, qui marquent la fin de la division longitudinale dans la *Feronea*, la *Cetonia* et le *Bacillus*. Selon nous, les bâtonnets trapus et massifs *b* pourraient provenir de la fusion des branches du fer-à cheval, fusion qui se remarque généralement sur les matériaux durcis comme ceux dont s'est servi MAYZEL (1). Du reste il est aisé de prendre pour deux séries de bâtonnets les deux lignes de têtes des couronnes équatoriales à bâtonnets recourbés FIG. 92, lorsque le retour intérieur n'est pas aperçu.

Pendant leur marche descendante les fers-à-cheval dont nous venons de parler se maintiennent comme dans les FIG. 133 et 141, et aux pôles ils s'ordonnent en couronne en conservant leur indépendance, FIG. 142, 143; ils n'y forment donc pas une masse amorphe et compacte (2). Seulement nous ferons remarquer que, les éléments des couronnes polaires étant généralement plus nombreux que dans les coléoptères, leur accollement devient d'autant plus facile qu'ils sont plus serrés. Mais sur des préparations fraîches et bien réussies de jeunes cellules-mères de *Chelonia* et d'*Arctia*, nous avons vu des couronnes polaires presque aussi distinctes que celles des FIG. 122, 123, 143, etc.

Il nous a été impossible de saisir les détails de la formation des nouveaux noyaux. Les lépidoptères que nous avons examinés n'étaient nullement appropriés à ce genre d'observations.

(1) Voir plus haut, p. 246.

(2) Ibid., p. 248.

IV. Pseudo-Névroptères, Pl. II, Fig. 56—60; Pl. III, Fig. 61—81.

Nous avons étudié la caryocinèse dans les divers agrions et libellules des environs de Louvain; mais nous avons spécialement porté notre attention sur deux espèces : la *Calopteryx virgo* FIG. 56—76, et la *Libellula depressa* FIG. 77—81.

Le noyau quiescent des jeunes cellules testiculaires de la *Calopteryx* ressemble à celui des sauterelles; il loge un boyau puissant et le plus souvent continu, FIG. 59. Après l'enlèvement de la nucléine par le carbonate potassique, etc., il prend l'aspect de la FIG. 56; le stroma plastinien y est donc bien développé.

Première phase : Formation de la couronne équatoriale.

Au début de la division chez la *Calopteryx*, le boyau s'accroît et s'épaissit notablement, FIG. 66 et 76; puis il se scinde. Cette scission se fait de deux manières, comme dans les groupes précédents. Tantôt les anses se parallélisent pour se couper au moment où le noyau s'allonge FIG. 60; tantôt il se débite en tronçons épars irrégulièrement FIG. 67. Dans les deux cas le nombre des bâtonnets est peu élevé : de huit à douze, rarement quatorze.

La couronne équatoriale se forme à la façon ordinaire.

Les tronçons parallèles restent en place pendant que le noyau s'étire FIG. 61; ensuite ils se raccourcissent et égalisent leurs contours FIG. 62 et 63, pour former la couronne à bâtonnets droits de la FIG. 64.

Les bâtonnets épars subissent tous les mouvements que nous avons signalés chez les sauterelles; on rencontre en effet assez fréquemment des images identiques à celle de la FIG. 22, dans laquelle les bâtonnets sont en train de s'ordonner à l'équateur. Les FIG. 68 et 69 représentent les deux types de couronne qui résultent de cet arrangement. Dans celle du premier type FIG. 68, la courbure des éléments est souvent plus profonde que dans les couronnes correspondantes des autres groupes : ce qui fait que leurs extrémités libres sont ramenées très près l'une de l'autre; il y a cependant des exceptions. Au reste, ces couronnes nous ont paru plus rares que celles du second type FIG. 69, dont les bâtonnets sont droits, ou parfois légèrement recourbés en dehors.

Chez la *Libellula depressa* tous les phénomènes sont calqués sur les précédents.

La forme pelotonnée est représentée dans la FIG. 77. Les FIG. 78 et 79 ont pour but de montrer la scission du boyau en anses parallèles. Ces deux figures ont attiré notre attention; car c'est surtout dans les libellules que nous avons vu clairement le mode de division qu'elles représentent. Dans la plupart des exemples précédents il semblait que toutes les anses étaient amenées au parallélisme et coupées en même temps au début de l'allongement du noyau, FIG. 60, 54 a; ici la division est lente et successive, et le parallélisme des circonvolutions n'est pas aussi accentué. La division est lente : en effet le noyau est déjà très allongé qu'elle est loin d'être achevée; elle est successive : la FIG. 78 porte seulement quatre tronçons; enfin le parallélisme est incomplet, car il est à peine indiquée dans la FIG. 78, et il reste imparfait dans la FIG. 79, où la division est cependant achevée. Il en résulte que les bâtonnets devront encore subir certains déplacements pour former la couronne équatoriale de la FIG. 80. Nous avons vu quatre ou cinq images comme celle de la FIG. 78 dans une seule préparation. Le lecteur se rappelle que nous avons signalé un cas analogue chez les lépidoptères.

Ces faits semblent établir une transition, un lien entre les deux modes de scission du boyau pelotonné : la division en tronçons parallèles et la division en bâtonnets éparpillés.

Avant l'allongement du noyau, la partie protoplasmique y est peu visible. Cependant, lorsque les tronçons nucléiniens sont distribués comme dans la FIG. 67, on découvre de temps en temps dans les espaces hyalins qui les séparent un réticulum plasmatique granuleux, mais qui est toujours peu fourni. Cette portion se marque davantage lorsque le noyau s'étire. On peut voir dans la FIG. 60 un léger fuseau ébauché dans son sein, la membrane ayant conservé toute son intégrité. Il en est de même dans les FIG. 78 et 79; malgré l'extension qu'elle a subie, la membrane nucléaire y est encore bien visible, et elle apparaît dans toutes les positions que prennent les cellules lorsqu'on les remue dans la préparation. L'aspect intérieur de ces noyaux semble indiquer d'ailleurs que le cytoplasme n'y a pas pénétré, car cet aspect est tout différent après l'irruption de ce dernier, comme nous l'avons dit en parlant des sauterelles, p. 254.

L'apparition des asters est généralement tardive. Elle s'indique seulement lorsque les noyaux sont déjà très allongés comme ceux des FIG. 61 et 79; jusque-là le protoplasme cellulaire paraît rester au repos. La FIG. 60 montre une exception à cette règle.

Deuxième phase : Formation des couronnes polaires et reconstitution des nouveaux noyaux.

1° Après s'être maintenues un certain temps les couronnes se défont.

a) Dans certains cas on voit les bâtonnets, droits ou courbés, se diriger chacun sur un filament, l'un d'un côté l'autre de l'autre, et souvent avec une régularité d'alternance qui rappelle celle que nous avons décrite chez les orthoptères. Pendant leur marche descendante, les éléments présentent en avant soit leur pointe FIG. 71, soit leur courbure FIG. 70. Aux pôles ils se disposent régulièrement pour former une étoile composée de 5 à 7 bâtonnets rayonnants, c'est-à-dire comprenant la moitié des éléments de la couronne équatoriale (1). Les rayons polaires sont simples et droits, ou doubles s'ils étaient préalablement courbés en U. Avec le temps ils prennent généralement cette dernière forme, mais le plus souvent d'une manière incomplète, en ce sens que la partie qui s'infléchit demeure plus courte que l'autre.

A ce moment peut apparaître la division longitudinale; du moins nous avons observé une dizaine de fois environ l'image de la FIG. 73 a, et deux fois celle de la FIG. 73 b.

La première phase de cette division se fait comme dans le *Bacillus*. Le plasma hyalin se porte au milieu des bâtonnets en refoulant la nucléine sur les bords et vers les extrémités, FIG. 73 a. Puis les éléments se partagent en deux moitiés qui deviennent libres sur place, FIG. 73 b (2). Malheureusement nous n'avons pu trouver aucun stade subséquent dans les cystes où nous avons rencontré ces images; nous ne pouvons donc rien dire sur leur sort ultérieur, ni sur la reconstitution du noyau à l'aide de pareilles couronnes.

b) Il semble aussi que la division peut s'exécuter dans la couronne équatoriale, mais les données que nous avons recueillies sur ce point sont incomplètes. Nous avons rencontré bien des fois la FIG. 65. Cette figure ressemble beaucoup à la couronne équatoriale de la FIG. 68 dont les branches des bâtonnets seraient plus ouvertes; il existe de pareilles couronnes, la FIG. 80 le prouve. Il y a cependant une différence. Dans la FIG. 80 la nucléine est uniformément distribuée dans tout le bâtonnet; tandis que dans la FIG. 65 elle est accumulée aux deux extrémités sous la forme d'une masse un peu arquée, présentant des contours indécis et estompés. Ces masses sont reliées de chaque côté par une trainée formant les bords du bâtonnet. Le centre est blanc. Cette image est loin d'être claire; ce n'est qu'en la comparant avec d'autres qu'on peut l'interpréter. Nous croyons qu'elle correspond à la FIG. 294 PL. VIII du *Bacillus*, ou à la FIG. 52 b. Les deux masses terminales de la FIG. 65 représenteraient donc les deux nouveaux bâtonnets, issus de la division longitudinale, au moment de leur séparation; seulement ils seraient encore rattachés : l'étranglement étant demeuré incomplet, les deux extrémités pour se désunir seraient comme forcées de se déchirer.

(1) On peut les compter très approximativement à cause de leur volume et de leur disposition régulière.

(2) Ces faits seront discutés à la fin de ce chapitre.

Au premier abord on croirait que les noyaux de la FIG. 74 et de la FIG. 75 dérivent d'une division semblable, parce que l'élément nucléinien y est beaucoup plus mince que dans les couronnes polaires des FIG. 72 et 81. Il se peut qu'il en soit ainsi. Mais il est possible aussi que les bâtonnets des FIG. 72 et 81 s'allongent en s'amincissant d'une manière notable dans les couronnes polaires. Ce phénomène se remarque pendant la reconstitution des noyaux et il a été signalé sur d'autres objets par divers observateurs. On ne peut donc tirer aucune conclusion certaine de l'aspect des noyaux précités.

2^o Le boyau se reconstitue par l'union des éléments de la couronne, mais le mode précis de cette union nous a échappé. La formation du boyau est achevée dans la FIG. 74 qui en donne une vue de côté, ou de profil. Cette figure montre également que le cytoplasme granuleux s'est introduit de toutes parts dans le fuseau fortement recourbé, et a enrobé les couronnes. Pendant que le boyau se développe et élargit ses anses, pour prendre la forme sphérique de la FIG. 75, les granules qui l'entourent se fusionnent sur une certaine étendue et font place à une auréole hyaline. C'est à la périphérie de cette zone modifiée que la membrane nucléaire se dessine. Elle apparait d'abord sous la forme de petits granules rapprochés qui se reliaient bientôt en une ligne continue et d'apparence homogène. Ces noyaux ne permettent pas de pénétrer plus avant dans l'intimité du phénomène. Les faits que nous venons de rapporter sont clairement indiqués dans les FIG. 74 et 75. On voit que la reconstitution du noyau dans les libellules présente la plus grande analogie avec celle qui a été décrite chez les orthoptères.

V. Névroptères, Pl. III, Fig. 82-88.

Parmi les insectes de ce groupe, nous avons examiné surtout les panorpes; toutes nos figures sont tirées d'une seule espèce, la *Panorpa communis*.

A leur jeune âge et à leur entrée en activité, les cellules testiculaires de la panorpe sont remarquables au point de vue cytologique; c'est pourquoi nous avons jugé utile d'appeler sur elles l'attention du lecteur dans l'introduction du présent travail. Rappelons seulement les fines ponctuations réticulaires de leur épaisse membrane FIG. 82 *m*, ainsi que la structure de leur cytoplasme, au sein duquel s'épanouissent de puissantes trabécules qui y circonscrivent un grand nombre de mailles régulières. Leur noyau n'est pas moins intéressant. Outre son volume, il se distingue par deux caractères : la richesse de son protoplasme granuleux et réticulé, et la résolution fréquente de son boyau en sphérules éparses FIG. 82. Ce sont ces particularités qui nous ont engagé à y étudier d'une manière spéciale les phénomènes de la division.

Nous venons d'insinuer que l'élément nucléinien se présente diversement dans les noyaux de la panorpe. Ici il se montre, comme d'habitude, sous la forme d'un boyau uniformément réparti dans la cavité nucléaire. Ce boyau paraît continu, mais il est mince, irrégulier et bosselé, toujours pauvre en nucléine; le noyau inférieur de la FIG. 110, nous en donne une idée assez exacte. Ailleurs il se disloque et se localise pour former cinq ou six nucléoles-nucléiniens analogues à ceux des œufs des animaux, FIG 82. Cette manière d'être particulière de la nucléine se rencontre sur des préparations entières, tandis que sur d'autres elle est rare ou fait défaut. La raison de cette différence nous est inconnue.

Première phase.

Pour ce qui regarde la partie nucléinienne, les premiers stades de la caryocinèse ne présentent rien de particulier dans les noyaux à boyau continu. Ce dernier grossit et se détend pour amener ses anses à un parallélisme assez grossier, à peu près comme dans les FIG. 115 et 135 de la Pl. IV; après quoi le noyau s'allonge, et les anses se coupent pour passer à la FIG. 84.

Les phénomènes qui se déroulent dans les autres noyaux captivent davantage l'observateur. Pour écarter toute objection, disons tout de suite que nos observations ont porté sur des préparations où nous n'avons pu trouver un seul noyau à boyau continu.

Or, lorsque l'on remarque des figures caryocinétiques dans une semblable préparation, on y trouve habituellement tous les stades de la division. Le premier stade se distingue par le travail préliminaire qui se fait dans les sphérules de nucléine. Ces sphérules se gonflent modérément, puis s'étirent, ou plutôt se transforment en filament FIG. 82, *x*. En effet, s'il est vrai que l'on rencontre des sphérules qui ne font que s'allonger à un pôle, on en trouve d'autres d'où l'on voit se soulever des anses bouclées qui s'élargissent de plus en plus et se développent en un filament tortillé; on dirait que ces sphérules, amorphes en apparence, sont formées par un boyau dont les anses fortement serrées, plutôt que fusionnées, se dérouleraient au moment de la division. Ces tronçons filamenteux en continuant à s'accroître et à se répandre dans le noyau, y forment un lacis irrégulier FIG 83; plus rarement ils demeurent isolés. Ainsi naît la forme pelotonnée qui passera sans tarder, comme la forme correspondante issue d'un boyau continu, à l'étape de la FIG. 84. Ce court exposé est le résumé fidèle de l'observation; on trouve dans les préparations toutes les transitions entre les FIG. 82, 83 et 84.

Les tronçons parallèles de la FIG. 84 subissent ensuite les modifications que nous connaissons pour arriver au stade de la couronne équatoriale. Celle-ci est à bâtonnets recourbés, petits et difficiles à distinguer. Les FIG. 90, 91 et 92 donnent une idée assez exacte de ces modifications, à part le volume des éléments. Le nombre des bâtonnets est de quatorze à dix-huit.

Les changements qui surviennent dans la portion protoplasmique du noyau pendant la première phase de la division sont à noter. Cette portion, jusque là granuleuse, s'éclaircit peu à peu FIG. 83; elle devient surtout beaucoup plus homogène et plus diaphane à l'instant où le noyau va s'allonger. On y voit assez souvent quelques filaments plasmatiques plus ou moins réticulés et indiquant la première ébauche du fuseau.

A partir du stade de la FIG. 83, le noyau tranche vivement par son aspect hyalin sur le cytoplasme sombre et granuleux. Mais au moment où la membrane nucléaire entre en résolution, ce dernier y fait irruption et rend le noyau presque aussi opaque qu'à l'état de repos. Cette particularité permet de noter le moment précis du phénomène : la membrane disparaît tôt, à un stade un peu plus avancé que celui de la FIG. 83, c'est-à-dire au début de l'allongement du noyau.

Les granules qui pénètrent au sein du noyau se fusionnent et s'effacent insensiblement. Le fuseau redevient donc transparent et prend l'aspect qu'il a dans la FIG. 84. Rappelons-nous que nous avons constaté les mêmes phénomènes chez les orthoptères.

Quant aux asters, ils apparaissent de bonne heure; ils se marquent déjà pendant la forme pelotonnée, la FIG. 83 en fait foi. Ici, comme dans les sauterelles, on remarque qu'il n'y a pas de coïncidence nécessaire entre l'établissement des deux asters; ainsi, dans la FIG. 83, l'aster supérieur est bien dessiné, tandis que l'inférieur ne s'annonce pas encore.

Les asters acquièrent une grande puissance dans les cellules testiculaires de la *Panorpa communis*; les rayons en sont nombreux et épais, et il est peu d'objets sur lesquels on puisse mieux s'assurer qu'ils ne sont point formés par des granules alignés du protoplasme. Les granules sont interposés aux rayons et distribués par conséquent avec une certaine régularité, mais ils ne constituent pas les rayons eux-mêmes : ceux-ci sont des filaments homogènes FIG. 83, 85 et 87. Partis des pôles, ils se répandent insensiblement dans la cellule tout entière. Le cytoplasme est alors traversé par une multitude de rayons continus allant d'un pôle à l'autre, FIG. 85. C'est vers le stade de la couronne équatoriale que les asters acquièrent leur plein épanouissement.

L'origine des asters rend compte de toutes les particularités qu'ils présentent; ils dérivent exclusivement du réticulum plastinien. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner attentivement les cellules des panorpes, lorsque les rayons commencent à s'y former. On voit alors les trabécules ordinaires s'accroître dans une direction rayonnante à partir d'un point, tout en restant rattachées latéralement les unes aux autres FIG. 83; ce phénomène, en se continuant de proche en proche, finit par se marquer dans tout le protoplasme cellulaire. On peut constater sur la FIG. 85 que les rayons sont encore reliés çà et là par des fils transversaux ou obliques, pendant la phase équatoriale; les asters ne sont donc qu'une simple modification du réticulum plasmatique.

Deuxième phase.

Nous n'avons pu saisir d'une manière précise ce qui se passe à l'intérieur de la couronne équatoriale, tant à cause de la densité du cytoplasme que de la petitesse des bâtonnets. Mais en faisant sur un certain nombre de cellules la numération de ces derniers, au moment où ils se mettent en marche, on acquiert la conviction que leur division s'est effectuée à l'équateur. Nous avons inscrit dans la FIG. 85 tous les éléments que nous avons pu découvrir sur l'hémisphère supérieur d'un fuseau; il y en a 7 ou 8 à chaque rangée. En déplaçant les cellules de manière à ce que la ligne des pôles se dirige vers l'observateur, et en mettant successivement au point les deux plans qui contiennent les bâtonnets, on compte dans chacun d'eux de 10 à 14 éléments, nombre qui est sensiblement égal à celui des éléments de la couronne; celle-ci s'est donc dédoublée.

Arrivés à destination les bâtonnets se rangent en couronne régulière et serrée, dans laquelle l'œil pénètre difficilement FIG. 86 et 87. Bientôt le protoplasme fait irruption dans les extrémités du fuseau, pour s'éclaircir ensuite autour des couronnes polaires FIG. 88, *a*, et y former une auréole hyaline qui s'étend parfois à une distance assez considérable FIG. 88, *b*. Une membrane vient ensuite séparer ce nouveau caryoplasma du cytoplasme ordinaire, et le noyau est constitué. Plus rarement cette membrane s'établit dans le protoplasme granuleux, avant l'achèvement de l'auréole; nous avons observé deux ou trois fois cette particularité.

Pour ce qui regarde le boyau nucléinien, nous ferons remarquer que les éléments des couronnes polaires semblent s'éparpiller d'abord et ne s'unir qu'avec lenteur; c'est ainsi que, dans le noyau *b* de la FIG. 88, le filament n'est pas encore entièrement reformé (1).

(1) Nous avons dessiné aussi exactement que nous l'avons pu la fig. 88. On y voit en *b* des filaments plus allongés que les éléments des couronnes, et qui selon nous résultent de l'union bout à bout de plusieurs de ces éléments. A la rigueur il se pourrait, quoique nous ne le pensions pas, que ces filaments fussent seulement le résultat de la superposition de deux ou trois bâtonnets.

VI. Diptères, Pl. IV, Fig. 163.

Parmi les diptères nous n'avons recherché la caryocinèse que dans les testicules des *Musca* et des *Syrphus*.

Les phénomènes que nous y avons observés concordent tellement avec ceux que nous venons d'énumérer chez les coléoptères et les lépidoptères, principalement dans la *Steropus madida* FIG. 135 à 156, que nous croyons pouvoir nous dispenser d'en parler. Comme preuve de ce que nous avançons, nous nous contenterons de mettre sous les yeux du lecteur, dans la FIG. 163, trois étapes de la caryocinèse d'un *Syrphus* : en *a* le boyau s'est scindé en anses parallèles; en *b* la couronne équatoriale est formée, enfin en *c* les noyaux se reconstituent. On remarquera que la reformation des noyaux est calquée sur celle que nous avons décrite, p. 275, chez les coléoptères.

Les deux figures que BÜTSCHLI a données de la division du noyau dans les cellules blastodermiques de la *Musca vomitoria* représentent vraisemblablement les premiers stades de la division, ceux qui correspondent à nos FIG. 137, 138 et 163 *a*; mais, comme nous l'avons dit, l'élément nucléinien n'a pas été indiqué distinctement par ce savant.

VII. Hémiptères, Pl. III, Fig. 101—112.

Nous avons choisi comme objets d'étude dans ce groupe les punaises des bois, la punaise d'eau : *Nepa cinerea*, mais surtout l'aphrophore : *Aphrophora spumaria*. Toutes nos figures proviennent des larves de cette dernière espèce.

Les cellules testiculaires de l'aphrophore ont un aspect particulier, FIG. 101, 102, etc., qui est dû à ce que l'enchylème, d'ailleurs homogène et finement ponctué, est parsemé de granules plus grossiers et irréguliers de forme. Le noyau de ces cellules porte un filament continu dont les circonvolutions sont peu serrées, comme on peut le voir sur la FIG. 110.

1° La division commence par la forme pelotonnée; cette forme est à son début dans la FIG. 111. Ensuite le boyau se scinde suivant les deux modes connus, mais surtout suivant le mode parallèle FIG. 101; on rencontre en effet beaucoup plus rarement la FIG. 104 qui marque la division en bâtonnets éparpillés. On remarque dans cette dernière figure que le plasma nucléaire est finement et régulièrement granuleux. Le nombre des anses ou des bâtonnets résultant de l'un ou l'autre mode de division varie de six à douze.

La formation de la couronne équatoriale a lieu comme dans les groupes

précédents. Dans la FIG. 102, les anses parallèles de la FIG. 101 se raccourcissent et gagnent en épaisseur pour constituer finalement une couronne semblable à celle de la FIG. 105.

Les éléments de la FIG. 104 vont se porter vers la zone équatoriale, comme dans la FIG. 99, et former ensuite la couronne de la FIG. 105 dont les bâtonnets, au nombre de douze, sont légèrement recourbés en dehors. On constate assez souvent cette sorte de courbure sur les éléments de la couronne de l'aphrophore; mais on y rencontre également des couronnes à bâtonnets rectilignes, et cela à la suite des deux modes de scission du boyau.

La FIG. 106 représente une cellule dont les couronnes des deux noyaux en division sont vues d'en haut; on y a représenté l'aster supérieur en projection sur les couronnes. Celles-ci n'ont que 6 bâtonnets qui sont tous rangés à la périphérie du fuseau.

2° La dislocation directe de la couronne équatoriale est indiquée dans la FIG. 107; tous les bâtonnets en mouvement ont été figurés en élevant et en abaissant alternativement le tube du microscope. La FIG. 108 montre qu'ils arrivent aux pôles les uns après les autres; on en compte cinq à chaque extrémité du fuseau. Le petit nombre et le volume assez considérable des bâtonnets facilitent leur numération. En déplaçant les cellules à l'aide d'une légère pression exercée sur le cover, nous avons constaté à plusieurs reprises que ces sortes de couronnes polaires ne renferment que la moitié des éléments de la couronne équatoriale.

Néanmoins on rencontre aussi souvent des couronnes polaires qui sont autrement constituées; la FIG. 109 en donne un exemple. Elles sont formées d'un nombre considérable de bâtonnets recourbés et beaucoup plus ténus. Après avoir parcouru plusieurs préparations, où l'on a pu comparer côte à côte les FIG. 108 et 109, on n'hésite pas à rattacher l'origine de ces couronnes à une division des bâtonnets. Mais où cette division se fait-elle? Nous ne pourrions le dire avec certitude, n'en ayant jamais rencontré d'exemple évident, ni dans les couronnes équatoriales ni dans les couronnes polaires. Nous n'avons pu recueillir qu'une seule indication à ce sujet; elle est consignée dans la FIG. 103. Cette figure représente apparemment une couronne à bâtonnets allongés, du centre desquels la nucléine aurait émigré vers les extrémités, ou qui seraient en voie de subir la division transversale. Mais en tenant compte des observations précédentes, principalement de ce qui a été dit à propos des FIG. 65 et 130 qui sont semblables à la nôtre, il est naturel de l'interpréter dans le sens d'une division longitudinale : les deux moitiés, déjà reportées l'une vis-à-vis de l'autre, se tiendraient encore plus ou moins par leurs extrémités étirées, et auraient

leurs branches fusionnées. D'après cette interprétation, la division longitudinale se ferait donc à l'équateur.

Pendant la reconstitution des noyaux nouveaux, il nous a paru que les bâtonnets des couronnes polaires se soudaient latéralement, c'est-à-dire bout à bout avec leurs voisins FIG. 109, *b*, plutôt que de s'unir avec ceux qui leur sont diamétralement opposés⁽¹⁾. Dans tous les cas le boyau se refait de bonne heure. Nous avons vu dans trois préparations des noyaux qui étaient presque aussi développés que ceux de la FIG. 110, et qui étaient encore dépourvus de membrane.

(1) Voir plus loin les *Arachnides*.

II.

Arachnides.

Pl. V, Fig. 164 à 202.

Nous avons étudié la caryocinèse de ce groupe dans diverses araignées : les *Tegenaria*, les *Clubiona*, les *Agelena*, les *Lycosa*, dans plusieurs phalangides, et enfin dans un scorpion, le *Scorpio occitanus*, que le Dr R. WARLOMONT a bien voulu nous envoyer vivant de Villefranche.

I. Première phase.

Nous savons que le boyau nucléinien, à l'état statique, est bien distinct chez les arachnides, et qu'il présente assez généralement des circonvolutions parallèles dans le sens du grand axe du noyau, FIG. 165 et 166. De cette disposition à la forme pelotonnée du même genre, et à la séparation de cette dernière en tronçons fasciculés, il n'y a qu'un pas; aussi ce mode de division se rencontre-t-il fréquemment chez ces animaux.

I. Araignées.

1° La FIG. 167 marque la forme pelotonnée du boyau dans la *Tegenaria atrica*. En comparant cette figure avec les deux précédentes, on voit que les anses nucléiniennes se sont élargies et régularisées tout à la fois. La membrane du noyau existe encore. Il n'y a pas d'asters à cette période, mais nous avons souvent observé, surtout vers les pôles, une disposition rayonnante des granules du cytoplasme, plus marquée encore que sur la FIG. 167 : particularité qui est due, selon nous, à l'orientation des trabécules du réticulum plastinien, préluant à la formation des asters.

Nous venons de dire que la membrane nucléaire persistait jusqu'à présent. Mais une des choses qui nous a le plus frappé, c'est la précocité de sa résolution. Elle disparaît en effet pendant la période pelotonnée, et l'on voit alors le boyau se répandre dans toute la cellule, ainsi que l'indique la FIG. 168. Malgré l'absence de membrane, le caryoplasma demeure en place, et conserve son aspect homogène et hyalin. Sans doute, les granules du cytoplasme y font irruption; mais ils se fusionnent en grande partie en arrivant dans le plasma nucléaire, ils ne demeurent visibles que sur les bords, FIG. 168. Ces phénomènes se présentent également dans d'autres genres, par exemple dans les *Agelena*, la FIG. 186 le prouve.

Ensuite les anses se rapprochent en se parallélisant FIG. 169, le noyau s'allonge, les anses se coupent et le fuseau devient visible aux deux pôles FIG. 170. Tous ces phénomènes s'exécutent en même temps et avec rapidité, car on ne trouve guère de transition entre les FIG. 169 et 170. On remarquera, sur cette dernière figure, que les anses ne se coupent pas toujours aux extrémités; on observera également que les granules du cytoplasme se sont effacés de plus en plus au pourtour de l'image caryocinétique. Les asters n'y sont pas encore visibles, bien que le fuseau soit déjà marqué aux deux pôles.

Le fuseau prend bientôt une extension rapide dans le sens de son grand diamètre; il est formé d'un grand nombre de filaments puissants et continus. En même temps les asters apparaissent et se répandent dans tout le cytoplasme. Ces deux phénomènes sont indiqués dans la FIG. 172. Alors les tronçons nucléiniens, qui se sont maintenus dans la zone médiane, se contractent et se raccourcissent. Ils sont encore moniliformes dans la FIG. 172, mais leurs nœuds s'effaceront au fur et à mesure qu'ils approcheront de la phase équatoriale. Cette phase est en outre marquée par l'incurvation de la partie médiane des bâtonnets vers l'intérieur du fuseau, FIG. 173. Il nous a semblé que la division du boyau en tronçons parallèles donne rarement naissance, dans cette espèce, à une couronne à bâtonnets droits comme celle de la FIG. 178 e; nous n'avons vu en effet que quelques cystes avec des couronnes de cette nature.

On a représenté dans la FIG. 171 une vue d'en haut et en coupe équatoriale des FIG. 170 et 172. On voit que, durant ces étapes, les bâtonnets parallèles sont distribués sur toute l'épaisseur du fuseau. Leur nombre varie de 18 à 24. Or, en examinant de la même façon un certain nombre de couronnes équatoriales analogues à celle de la FIG. 173, on observe que la plupart des éléments sont rangés côte à côte à la périphérie, et qu'il n'en reste le plus souvent que 3 ou 4 à l'intérieur; il en résulte que plusieurs bâtonnets internes de la FIG. 171 ont dû se porter vers l'extérieur pendant la formation de la couronne.

On observe aussi dans les *Tegenaria*, etc. le second mode de scission de la forme pelotonnée, la scission en bâtonnets épars, FIG. 179. Cette figure provient d'une *Tegenaria* des bois, dont l'espèce nous est inconnue. Ce mode sera décrit tout-à-l'heure; pour le moment nous nous contenterons de signaler à l'attention du lecteur la FIG. 180. Nous avons en effet rencontré plusieurs fois, à côté des couronnes formées d'éléments dont la courbure est tournée en dedans, des couronnes équatoriales à bâtonnets recourbés en dehors, ainsi qu'on le voit dans cette figure.

La FIG. 178 représente un jeune cyste testiculaire d'une *Clubiona*, dessiné à un très fort grossissement (1/18,5); des dix cellules qu'il renfermait, sept ont été reproduites.

En *a*, le boyau pelotonné s'est scindé en vingt-deux tronçons épars, ondulés ou même recourbés, entre lesquels on aperçoit un plasma finement granuleux. Bien que la membrane nucléaire existe encore, ils se portent déjà vers la partie médiane du noyau. Dans l'étape suivante, *b*, le fuseau et les asters sont marqués, et les bâtonnets sont distribués irrégulièrement à toutes les profondeurs sur une large zone; en *c* ils s'accumulent de plus en plus à l'équateur. Là ils s'ordonnent en couronne régulière, *e*, après s'être placé verticalement, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de fuseau, *d*. La figure *d* indique la coupe optique équatoriale du fuseau et des bâtonnets, à l'étape qui précède immédiatement la couronne; tous les bâtonnets sont dressés, leur coupe l'indique, mais ils sont distribués sans ordre sur toute l'épaisseur du fuseau, et à des niveaux différents. Ils doivent donc subir encore divers déplacements pour venir se ranger régulièrement les uns à côté des autres, comme on le voit en *e*. En effet les couronnes, vues de face, montrent qu'il n'y a qu'un petit nombre de bâtonnets qui restent à l'intérieur du cercle périphérique.

Dans le cyste que nous avons représenté, les couronnes sont à bâtonnets droits, mais on trouve aussi des cystes dont les couronnes portent des bâtonnets recourbés en dedans, à l'instar de la FIG. 173.

Nous avons déjà mentionné la FIG. 179. Les deux noyaux qu'on y voit sont à l'étape *a* de la FIG. 178, seulement les bâtonnets sont nettement recourbés dès l'origine. Pour le reste ils exécuteront tous les mouvements que nous venons de décrire avant d'arriver à la phase équatoriale.

II. *Phalangides*.

On retrouve chez les phalangides toutes les particularités signalées dans les araignées.

La scission du boyau se fait généralement en tronçons parallèles, FIG. 195. On peut suivre sur la colonie représentée dans cette figure, en *a*, *b* et *c*, toutes les étapes de la première phase de la caryocinèse jusqu'à la formation des couronnes équatoriales. Celles-ci, dans le cas présent, sont toutes composées de bâtonnets incurvés en dedans; mais il n'est pas rare de trouver des cystes dont les couronnes sont toutes composées de bâtonnets droits et érigés.

III. *Scorpionides.*

Les FIG. 198 à 202, représentent la caryocinèse chez un scorpionide.

La forme pelotonnée n'offre rien de saillant. Le boyau se débite, à la fin de cette période, en tronçons éparpillés dont la plupart sont fortement recourbés. Pendant que le noyau s'allonge et que sa membrane disparaît, les bâtonnets s'accumulent à l'équateur à la façon ordinaire. La FIG. 199 indique l'étape suivante, celle de la couronne équatoriale. Les nombreux bâtonnets — de vingt-deux à vingt-huit — qui composent cette couronne sont rangés, pour la plupart, côte à côte à la périphérie du fuseau, avec une régularité étonnante; aussi la partie médiane de ce dernier occupe-t-elle alors presque tout le diamètre de la cellule. La FIG. 199 montre également les asters du cytoplasme.

Nous n'avons pas observé, dans ce scorpionide, la scission du boyau pelotonné en anses parallèles. Nous demeurons néanmoins convaincu que nous aurions rencontré ce mode de division, si nous avions disposé d'une quantité plus considérable de matériaux, et si nous avions pu observer les cellules testiculaires aux diverses époques de l'année.

II. Seconde phase.

1° Formation des couronnes polaires.

a) La division longitudinale a souvent lieu au sein de la couronne des arachnides; cependant nous n'avons pu saisir tous les détails de son mécanisme.

Voici les faits que nous avons observés.

Il est rare qu'un indice de division se manifeste aux stades antérieurs à celui de la couronne. Nous avons seulement remarqué à trois ou quatre reprises que, chez les *Tegenaria*, les tronçons issus de la scission du boyau étaient creusés d'un canal hyalin; ce canal s'apercevait en coupe optique transversale des bâtonnets. La FIG. 179 et la figure A, g (en haut) indiquent cette particularité.

Sur un cyste de la *Tegenaria atrica* nous avons vu 3 ou 4 quatre couronnes équatoriales dont les bâtonnets, au nombre de 20 à 24, étaient traversés par une bande claire, d'une grande netteté dans la partie centrale mais estompée aux extrémités. En outre, on rencontre fréquemment dans les *Tegenaria* la FIG. 174, et des images analogues à celle de la FIG. 194. On reviendra plus loin sur ces deux figures.

Certaines images fournies par la *Clubiona* d'où provient le cyste de la

FIG. 178 complètent ces premières données; elles sont reproduites dans les FIG. 191 à 194, et elles ont été observées dans les circonstances suivantes. A l'intérieur de 5 ou 6 colonies nous avons remarqué, mais sur une ou deux cellules seulement, la FIG. 191 se trouvant côte à côte avec des couronnes équatoriales dont les 22 à 26 bâtonnets portaient également une bande médiane incolore. Nous avons trouvé une fois la FIG. 192 mélangée aux deux précédentes. Enfin, dans des préparations faites au mois de juin dernier, nous avons rencontré pêle-mêle et en grand nombre les FIG. 192, 193 et 194. Nous avons fait, à cette époque également, la même observation sur la lycose d'où nous avons tiré antérieurement les FIG. 188 à 190.

En fait d'images pouvant se rapporter à la division longitudinale, nous n'avons trouvé dans l'*Agelela labyrinthica* que la FIG. 187, qui est identique avec la FIG. 174 de la *Tegenaria*, et des couronnes polaires à bâtonnets minces et nombreux, analogues à celle de la FIG. 184; mais ces deux sortes de figures y étaient assez abondantes.

De cet ensemble d'observations on peut conclure à l'existence de la division longitudinale.

On n'a représenté, dans les FIG. 191 à 194 et dans les FIG. 174 et 187, que la moitié des bâtonnets, ceux de l'hémisphère supérieur du fuseau. Ils sont au nombre de 26 et 24 dans les FIG. 192 et 193; les bâtonnets de la couronne équatoriale se sont donc dédoublés. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes polaires de la FIG. 194 plaident également en faveur d'une division.

Quant à la FIG. 191 elle n'est susceptible que d'une interprétation : les bâtonnets de la couronne équatoriale se sont mis en mouvement avant d'avoir achevé leur dédoublement; celui-ci ne sera complet que dans les couronnes polaires.

Les FIG. 174 et 187 marquent vraisemblablement la dislocation de la couronne après la division longitudinale, vu le grand nombre de leurs bâtonnets. Malheureusement il serait difficile de dire comment le départ des bâtonnets s'y effectue. Mais en comparant cette figure avec notre FIG. 48, *a* et avec les figures métacinétiques analogues, quoique plus riches en bâtonnets, de STRASBURGER, de HEUSER, etc., on peut admettre que les bâtonnets jumeaux se détachent d'abord par une extrémité en restant unis par l'autre pendant quelque temps.

Le lecteur aura remarqué combien les FIG. 174 et 187 diffèrent d'aspect des FIG. 192 et 193. Dans celles-ci en effet les bâtonnets rectilignes, placés côte à côte et à la même hauteur, s'acheminent vers les pôles, l'une de leurs extrémités dirigée en avant, et en formant deux séries régulières et parallèles.

En outre les bâtonnets correspondants de chaque série se trouvent invariablement sur un même filament du fuseau. Ces diverses particularités se rencontreraient sur toutes les figures qui étaient à ce stade dans les diverses préparations de *Clubiona* ou de *Lycosa* que nous avons faites à la fin de juin. Pour les expliquer il semble naturel d'admettre que les bâtonnets jumeaux de la couronne, séparés de bonne heure, glissent l'un contre l'autre, l'un vers le haut, l'autre vers le bas, au lieu de se détacher progressivement, soit par le milieu, soit par une extrémité.

Quant au mode intime de la division au sein de chaque bâtonnet, nous l'avons représenté dans la FIG. 4, g. Le canal hyalin central s'élargit en refoulant la nucléine sur les côtés, en même temps que le bâtonnet s'aplatit. Puis un étranglement médian se dessine qui achève la séparation de la nucléine en coupant le bâtonnet. Au bas de la figure, on voit les deux nouveaux filaments encore unis par la partie soudée du fond de l'étranglement. Nous avons suivi ces phénomènes sur les bâtonnets de la FIG. 191, et sur ceux des couronnes des *Tegenaria*, vus en coupe optique.

Nous n'ajouterons qu'un mot au sujet des phalangides et des scorpionides.

Nous n'avons pas remarqué dans ces groupes la division longitudinale *in situ* durant la phase équatoriale. Néanmoins cette division s'y fait. On peut s'en convaincre par l'étude des phases subséquentes à la dislocation des couronnes, surtout chez le scorpion; on y voit en effet fréquemment la FIG. 200. Cette figure est pour ainsi dire calquée sur celles que nous ont offertes au même stade les bacilles, les coléoptères et les lépidoptères; on y voit également deux séries d'éléments en forme de fer-à-cheval et placés en opposition mutuelle. Ces éléments sont d'ailleurs beaucoup plus ténus que ceux des couronnes équatoriales, et leur nombre est considérable. Les couronnes polaires qu'on trouve dans les préparations, FIG. 201 et 202, possèdent les mêmes caractères, et accusent également l'existence d'une division longitudinale.

L'analogie que nous venons de signaler entre ces arachnides et les groupes précités semble indiquer que la couronne s'y défait de la même manière. Les bâtonnets, après leur division, y exécuteraient donc les divers mouvements que nous avons décrits chez la *Cetonia hirtella* et chez le *Bacillus linearis*, mouvements qui sont assez différents de ceux que nous avons cru remarquer chez les araignées.

Quel que soit d'ailleurs leur mode de séparation et la forme qu'ils affectent pendant leur descente, les bâtonnets, arrivés à destination, se recourbent en U, s'ils n'ont déjà cette forme, et se placent côte à côte sur un cercle dont le pôle occupe le centre. Ainsi est formée la couronne polaire, qui frappe toujours par sa grande régularité; cette couronne est représentée dans les FIG. 183, 184. 194, 196 a, 201 et 202.

b) Il résulte de la discussion précédente que la division longitudinale peut avoir lieu à l'équateur dans les diverses espèces d'arachnides que nous avons examinées.

Mais ce phénomène constitue-t-il un fait général?

La FIG. 191 prouve déjà que la division ne s'achève pas nécessairement dans la couronne équatoriale. Mais les figures dont il nous reste à parler semblent indiquer qu'elle peut faire défaut, ou du moins, si elle a lieu, qu'elle doit s'exécuter dans les couronnes polaires.

Nous connaissons la colonie de la FIG. 178, qui provient de la *Clubiona* dont nous n'avons parlé jusqu'ici; on en a trouvé 5 ou 6 semblables dans deux préparations faites à la mi-mai.

On s'est attaché avec soin à dessiner dans chaque fuseau tous les bâtonnets qu'il fut possible d'y découvrir en élevant ou en abaissant le tube du microscope, et en déplaçant la colonie, hormis en *g* toutefois où il n'y en a que la moitié de reproduits. Les cellules *g* et *f* montrent la dislocation de la couronne et le retour des éléments vers les pôles. Ces phénomènes se passant exactement comme dans les sauterelles p. 257, nous n'y reviendrons pas. On compte en *f* dix bâtonnets dans chaque groupe, c'est-à-dire la moitié seulement des éléments de la couronne équatoriale.

Nous avons trouvé quelques cystes semblables chez les *Tegenaria* et chez les *Lycosa*. La FIG. 175 provient d'une colonie de la *Tegenaria atrica*; les FIG. 181 et 182 d'une colonie de la *Tegenaria* des bois; enfin les FIG. 188 et 189 sont tirées d'une *Lycosa*, et la FIG. 190 d'une autre colonie de la même espèce. Nous avons malheureusement omis d'inscrire la date des observations. Il est aisé de s'assurer par l'inspection de ces figures, — sur lesquelles tous les bâtonnets visibles ont été gravés, excepté dans la FIG. 190, — que les couronnes polaires ne renferment que la moitié des éléments de la couronne équatoriale. On peut y voir aussi que les bâtonnets recourbés présentent généralement la courbure en avant durant leur marche vers les pôles. Notons encore que, pendant ce trajet, les bâtonnets s'allongent en perdant de leur épaisseur FIG. 182, 178 *f*, ou conservent la forme et les dimensions qu'ils avaient dans la couronne FIG. 190, etc.

Pour terminer nous ferons remarquer que la numération des bâtonnets était relativement aisée dans les cystes précités, tant à cause de leur volume considérable que de leur coloration intense sous l'action du vert de méthyle.

Nous n'avons pu décider par l'observation si la division longitudinale se fait ensuite dans les couronnes polaires.

2° Reconstitution des noyaux.

La reconstitution des noyaux nouveaux se fait chez les araignées comme chez les orthoptères; seulement certains détails importants y sont perçus avec une netteté beaucoup plus grande.

A partir de la dislocation de la couronne équatoriale, le fuseau s'allonge sensiblement et reporte les couronnes polaires dans le protoplasme granuleux; en même temps les asters s'effacent, et les granules du cytoplasme se portent en abondance dans la portion du fuseau qui avoisine les couronnes FIG. 176, 177, 183 et 184. Ensuite les rayons de ces dernières se soudent. La manière dont cette soudure s'effectue est remarquable. Les anses s'allongent et se recourbent en dedans par leur extrémité antipolaire, comme on le voit nettement dans la FIG. 183, figure qu'on rencontre très souvent chez les araignées et chez les scorpions; ces extrémités s'avancent ensuite l'une vers l'autre, et s'unissent deux à deux à leur rencontre au centre de la couronne. Ce point devient ainsi le second pôle du noyau p' , le premier, p , étant situé du côté des asters. Lorsque les couronnes, au lieu d'être sphériques comme celles des FIG. 183 et 176, sont elliptiques FIG. 184, le boyau se reforme de la même manière; seulement les deux pôles demeurent allongés ou linéaires, momentanément du moins, FIG. 177 et 185. Telle est l'origine du parallélisme si frappant que nous avons signalé entre les circonvolutions nucléiniennes et l'axe organique du noyau au repos, FIG. 165 et 166.

Au moment où le boyau est reformé, il est encore assez souvent entouré de protoplasme ordinaire et granuleux FIG. 177a et 185a. Mais peu à peu ces granules s'effacent ou se fusionnent entre les anses et sur leur pourtour à une distance variable; la nouvelle membrane naît ensuite à la périphérie de cette zone modifiée, b . Nous devons ajouter cependant que nous avons rencontré plusieurs fois des noyaux dont la jeune membrane, parfaitement visible, limitait une sphérule protoplasmatique plus granuleuse même que le cytoplasme environnant. Ces variations dépendent peut-être de la précocité plus ou moins grande qui se remarque dans l'apparition de la membrane.

Le nouveau noyau, au moment de sa reconstitution, est habituellement ellipsoïdal, son grand axe de figure étant perpendiculaire à la ligne qui joint les pôles, c'est-à-dire à son *axe organique*. Mais pendant le développement subséquent, le premier s'atténue et les anses se resserrent latéralement en s'infléchissant vers les pôles p et p' . C'est ainsi que le noyau devient sphérique FIG. 165, ou même légèrement allongé dans le sens du diamètre polaire FIG. 166.

Chez le *Scorpio occitanus* le noyau se refait comme dans les araignées, et les nombreuses circonvolutions du boyau y sont également bien orientées; aussi les nouveaux noyaux, vus de face, présentent-ils souvent une structure rayonnée.

Quant aux phalangides, nous noterons seulement un détail. Les couronnes polaires, d'abord régulières FIG. 196 *a*, se modifient parfois notablement; leurs éléments paraissent se déplacer latéralement en élargissant la couronne pour se mettre bout à bout en forme de zigzag, *b*. Le boyau qui résulte de leur fusion est irrégulier, et il conserve ses irrégularités pendant le développement du noyau, *c*; c'est de là, croyons-nous, que provient l'aspect tourmenté qu'il présente dans certains noyaux au repos, FIG. 197. Il n'est pas rare cependant de voir dans des préparations entières des noyaux dont les anses parallèles se croisent aux deux pôles, ainsi que nous l'avons dit à la page 198.

III.

Myriapodes

Pl. VI, Fig. 203 à 217. — Pl. VIII, Fig. 300-314; *Biologie*, Fig. 36 et 100.

La caryocinèse des myriapodes n'a pas été plus étudiée que celle des arachnides. Nous l'avons suivie dans diverses espèces que nous rangerons en deux groupes : le *Lithobius forficatus*, les *Geophilus* et le *Scutigera arachnoïdes* d'une part, et la *Scolopendra dalmatica* de l'autre. Ces deux groupes offrent en effet des particularités assez notables pour que nous en parlions séparément.

I. Premier groupe, Fig. 203 à 217.

A diverses reprises nous avons appelé l'attention sur les caractères remarquables du noyau de ces chilopodes. Le lecteur voudra bien se rappeler ce que nous avons dit touchant la constitution de sa large zone protoplasmique et celle de son nucléole-noyau p. 201-209, en jetant les yeux sur les FIG. 210, 216 et 217 de la PL. VI. Ce noyau est généralement dépourvu de nucléoles plasmatiques.

Première phase de la caryocinèse.

Malgré le volume exceptionnel du noyau, les premiers phénomènes de la caryocinèse sont assez difficile à saisir dans les cellules testiculaires du *Lithobius*, car leur cytoplasme est dense et épais, tandis que le filament nucléinien de leur nucléole est d'une grande ténuité.

Le début de la caryocinèse s'annonce par un changement d'aspect du noyau; celui-ci devient plus homogène et moins granuleux. En même temps le boyau nucléinien se marque davantage et se colore plus intensément par le vert de méthyle. Bientôt la membrane du nucléole se disloque et disparaît comme telle; le boyau se détend alors et se répand dans le noyau tout entier FIG. 213, *a*. A cette époque le noyau a conservé sa forme sphéroïdale, ou il s'est un peu allongé comme on le voit dans la figure indiquée.

Pendant que surviennent ces changements le cytoplasme entre lui-même en mouvement, et les asters se dessinent; ceux-ci sont en effet très apparents au stade *a* de la FIG. 213, bien qu'il soient loin encore d'envahir tout le cytoplasme. Dans cette figure ils sont contigus à la membrane du noyau.

Les phénomènes subséquents sont variables suivant le mode de scission de la forme pelotonnée; ce mode est double en effet comme dans la plupart des arthropodes.

Le premier mode est indiqué par la FIG. 203. Les anses du boyau de la FIG. 213a se parallélisent de plus en plus et se coupent aux extrémités, et le noyau s'allonge aux deux pôles pendant que sa membrane s'efface entièrement. Tous ces phénomènes sont concomitants, ou du moins ils s'exécutent avec une telle rapidité qu'on ne peut noter l'ordre de leur succession. Le noyau prend ainsi la forme d'un fuseau effilé. Il est formé d'un grand nombre de filaments plastiniens, plongés dans un plasma hyalin et légèrement granuleux; chacun d'eux porte dans sa partie médiane un tronçon nucléinien. On remarquera dans la FIG. 203 combien ces tronçons sont longs et minces; ils portent la marque évidente d'un étirement, dû sans doute à l'extension subite du noyau et des filaments auxquels ils adhèrent. Il en est qui couvrent leur fil d'un bout à l'autre, et dont l'épaisseur est tellement réduite qu'on a peine à y saisir des traces de coloration sous l'action du vert de méthyle.

Mais cet état dure peu. Les éléments nucléiniens se raccourcissent aussitôt et se ramassent sur une zone médiane dont la largeur diminue progressivement, FIG. 204; leur coloration s'accroît dans la mesure de leur épaissement, et l'on parvient alors à les compter. On en trouve de 16 à 24, tantôt moins tantôt plus, ce nombre variant beaucoup avec les dimensions des cellules. Vus d'en haut et en coupe optique, ils présentent l'aspect de la FIG. 171, PL. V; ils sont donc distribués dans toute l'épaisseur du fuseau.

La formation de la couronne équatoriale suit de près l'étape précédente. Les bâtonnets, devenus de plus en plus courts, s'infléchissent en dedans par leur partie médiane, ou bien restent érigés sur leur filament, FIG. 205, a et b. On trouve en effet ces deux sortes de couronnes, mais celle à bâtonnets recourbés nous a paru la plus commune.

Les *Geophiis* et les *Scutigera* présentent les mêmes phénomènes, seulement les figures caryocinétiques y sont généralement plus déliées et moins démonstratives.

Nous avons constaté également dans tous ces chilopodes l'existence du second mode de scission du boyau, celui à bâtonnets éparpillés. La FIG. 208 montre que ces bâtonnets sont répandus sans ordre apparent dans tout le noyau; elle montre également que la scission peut se faire de bonne heure, alors que le noyau possède encore la forme sphéroïdale. Nous avons rencontré de pareilles figures en assez grand nombre dans le *Scutigera*. Cependant, en général, la scission s'achève seulement lorsque le noyau a pris la forme de la FIG. 213, a.

Ce mode de division paraît plus rare que le précédent; néanmoins nous n'oserions nous prononcer sur ce point. Au mois de juin dernier nous en avons vu de nombreux exemples dans cinq ou six préparations de *Lithobius*,

tandis que sur des préparations provenant d'autres individus capturés en même temps, nous trouvons uniquement des divisions parallèles. La cause de ces variations nous échappe.

Quoi qu'il en soit, les bâtonnets de la FIG. 208 se rassemblent insensiblement dans la zone médiane FIG. 209, et là ils s'ordonnent en couronne équatoriale. Nous n'avons rien à ajouter à ce que nous avons dit antérieurement sur ces mouvements, en particulier chez les sauterelles et les *Chelonia* p.p. 255 et 277; nous serons du reste obligé de revenir sur ce point en parlant des scolopendres.

Les asters apparaissent tôt dans ce mode comme dans le précédent; la FIG. 208 le prouve. Nous avons remarqué que chez le *Scutigera* ils se forment à une certaine distance du noyau, mais nous ne saurions dire si ce phénomène est aussi constant que chez la scolopendre. Dans tous les cas les asters sont loin d'être aussi puissamment développés que dans les panorpes, les *Chelonia*, etc. Chez les *Lithobius* surtout ils sont peu marqués et n'occupent généralement qu'une portion assez restreinte du cytoplasme.

Seconde phase.

1° Les initiales de la dislocation de la couronne sont difficiles à saisir chez le *Lithobius*, à cause de la petitesse des bâtonnets. Nous avons rencontré fréquemment l'image de la FIG. 205, c. Nous connaissons cette image; elle est identique à celle des FIG. 65, 105, surtout 128 b, et nous pensons qu'elle doit être interprétée de la même manière. Les bâtonnets jumeaux, issus de la division longitudinale, auraient opéré leur demi-révolution, mais ils seraient encore retenus par leurs extrémités étirées. Nous reproduisons à dessein les deux figures suivantes, qu'on rencontre de temps en temps et qui sont assez communes dans certaines préparations, parce qu'elles semblent appuyer cette interprétation. Les éléments en marche vers les pôles sont irréguliers, et comme tourmentés par la traction qu'ils auraient subie à l'équateur pour se dégager. On dirait même que la division n'est pas achevée dans quelques-uns d'entre eux. Pour être vrai nous devons avouer cependant que la supputation des éléments des pôles se traduit le plus souvent par un nombre qui est de beaucoup inférieur à celui des bâtonnets de la couronne équatoriale; on peut s'en convaincre en jetant les yeux sur les FIG. 211 à 215, qui ont été dessinées avec exactitude. Mais on aurait tort, dans le cas présent, d'attacher trop d'importance à cet élément d'appréciation, tant il est malaisé de distinguer les bâtonnets contigus ou superposés, à cause de leur ténuité et de leur grande altérabilité.

Pour le reste les bâtonnets, à leur arrivée aux pôles, se recourbent en U et s'ordonnent en couronne régulière : les FIG. 211, 213 *b* et la FIG. 36 de la *Biologie* en font foi.

Chez le *Lithobius* les asters disparaissent pendant cette période. Lorsque les couronnes polaires sont achevées, on n'en remarque plus de trace FIG. 211 et 213, et il arrive même qu'ils ne sont déjà plus visibles pendant la phase équatoriale. Ils se maintiennent plus longtemps chez le *Scutigera*; néanmoins ils s'effacent promptement. Cela provient sans doute de ce qu'ils sont peu accentués, mais il faut tenir compte également de l'extension que le noyau subit. En effet, à partir de la destruction de la couronne équatoriale, un regain d'allongement se manifeste dans le noyau, et, à l'étape des couronnes polaires, ce dernier présente des dimensions exceptionnelles FIG. 211, 213. Il est naturel d'admettre que c'est cet allongement subit qui, en repoussant les asters, les comprime et en détermine la dislocation.

2° Nous arrivons à la reconstitution des noyaux nouveaux. Ce phénomène présente chez les *Lithobius* un intérêt particulier, car il s'exécute en plusieurs temps. On peut en effet y distinguer deux étapes : *a*) la formation du nucléole ; *b*) la formation du noyau proprement dit.

a) La nucléole se reconstitue le premier, et à la façon d'un noyau ordinaire.

Les couronnes polaires sont à peine établies qu'elles sont envahies par les granules du cytoplasme, en telle abondance que les filaments des extrémités du fuseau en sont masqués FIG. 211 et 213, *b*. Elles perdent alors de leur régularité, leurs bâtonnets sont comme bouleversés et jetés en désordre. Les granules qui les entourent s'effacent bientôt, et l'on voit naître une membrule qui sépare le massif nucléinien du protoplasme environnant FIG. 213 *c* et 215. A cette époque le boyau n'est pas encore entièrement reformé, comme on peut le constater sur les figures précitées, ainsi que sur la FIG. 100 de la *Biologie*. Il s'achève lentement; peut-être ne s'achève-t-il pas toujours, surtout lorsque les divisions se succèdent rapidement. C'est en effet à cette dernière circonstance qu'il convient, selon nous, de rattacher ce fait que, dans un certain nombre de nucléoles, le filament se montre fragmenté.

b) Nous venons de dire que les granules du cytoplasme se fusionnent entre les bâtonnets des couronnes et sur leur pourtour. Cette fusion se continue après la formation de la membrane nucléolaire, mais elle est plus ou moins complète et s'étend à des distances variables. C'est ainsi que, dans la FIG. 213 *c*, l'auréole hyaline qui en résulte est très étendue, tandis qu'elle ne se remarque pas sur la FIG. 215. Les FIG. 210, 213 *c* et 214 à 217 résument

les diverses modifications que nous avons observées sous ce rapport. Ici c'est le réticulum qui est plus apparent, là ce sont les granules; ici le protoplasme est hyalin et porte même des vacuoles, là il est sombre et riche en granulations grossières, plus grossières parfois que celles du cytoplasme périphérique.

Mais, quelles que soient ces modifications, il se forme à l'entour du nucléole une zone différenciée, généralement plus claire que le restant de la cellule. Cette zone fera désormais partie du nouveau noyau; en effet, c'est à sa périphérie que la membrane nucléaire s'établit, les FIG. 214 et 217 le démontrent. Les trabécules réticulaires qui la limitent commencent par s'épaissir et se marquer plus fortement FIG. 214, 217 *an*. Ensuite elles se régularisent pour former un liséré circulaire composé de une ou peut-être de plusieurs rangées de mailles, pendant que l'enchylème qui remplit ces dernières prend de la consistance et se solidifie par sa transformation en plastine ou en élastine FIG. 217, *bn*. Vue en coupe optique, la jeune membrane fait alors l'impression d'une lamelle homogène et à double contour. Le noyau est ainsi achevé. (1)

Rappelons en terminant un détail intéressant signalé par GILSON (2). Lors de la dernière division, celle qui donne naissance aux cellules spermatiques, la membrane nucléaire ne se reforme plus; le noyau reste donc à l'état de nucléole-noyau.

II. Second groupe, Fig. 300 à 314.

Le cytoplasme des cellules quiescentes de la *Scolopendra dalmatica* est organisé comme celui des lithobies et des scutigères. Sa charpente est constituée par un puissant réticulum plastinien dont les trabécules circonscrivent, comme dans les autres chilopodes, des mailles polygonales de grandeur inégale. Ces mailles sont vaguement orientées vers le noyau, et elles sont remplies d'un enchylème hyalin, chargé de nombreux granules dont la forme et le volume sont assez variables, FIG. 300.

Mais leur noyau, nous le savons déjà (3), présente une organisation différente. Il se distingue de celui des lithobies par deux caractères : le boyau y est uniformément distribué, et le nucléole *np* qu'on y aperçoit FIG. 300 n'est pas un nucléole-noyau, mais un *nucléole plasmatique*. Sa constitution est donc celle d'un noyau ordinaire. L'élément nucléinien, d'ailleurs volumineux, est généralement irrégulier, bosselé, parfois moniliforme, et, sur la plupart des noyaux, on aperçoit entre ses anses un caryoplasma granuleux et réticulé FIG. 300.

(1) La formation de la membrane du noyau est donc calquée sur celle de la membrane cellulaire (*Biologie*, p. 256.)

(2) G. GILSON : p. 50; PL. I, FIG. 6, 7 et 8.

(3) Voir la note (4), p. 207.

La membrane cellulaire *m*, FIG. 300, et la membrane nucléaire *mn*, FIG. 301 sont douées de la même organisation. Elles possèdent toutes deux un double contour, et les fines granulations dont leur surface est parsemée indiquent qu'elles ont une structure réticulée; ces granulations sont dues en effet aux épaisissements qui se marquent aux points de jonction des trabécules.

La caryocinèse des cellules testiculaires de la scolopendre offre quelques détails remarquables; nous allons les résumer brièvement, en choisissant pour objet de notre description les métrocyles les plus volumineuses, et par conséquent les plus jeunes.

1° Le début de la caryocinèse s'annonce par plusieurs phénomènes concomitants : la scission du boyau, la fusion du nucléole, l'apparition des premiers rudiments du fuseau et enfin la naissance des asters.

a) On peut dire que la forme pelotonnée n'existe pas dans la scolopendre. Le boyau quiescent ne s'épaissit ni ne se régularise, il n'élargit pas non plus ses anses; il ne fait apparemment que se segmenter. On peut suivre pas à pas cette segmentation. On voit en effet la nucléine se porter et s'accumuler dans les portions renflées, ou les ventres du boyau, qui se gonflent et se colorent en proportion. Au commencement ces ventres sont reliés par de minces filaments, que le vert de méthyle colore encore en totalité ou en partie, ainsi que le montre la FIG. 301. Mais l'émigration de la nucléine continuant toujours, la coloration disparaît sur les portions intermédiaires; l'étui plastinien y reste seul. Ensuite ce dernier s'étrangle ou se disloque, et les bâtonnets nucléiniens deviennent indépendants; c'est ce qu'indique la FIG. 302.

En même temps que le boyau se segmente, le nucléole se liquéfie pour enrichir le caryoplasma; c'est en vain que nous l'avons recherché dans les phases subséquentes.

b) Les bâtonnets sont rarement éparpillés d'une manière uniforme dans tout le noyau; ils sont groupés à certains endroits au nombre de 3 ou 4, ainsi que le montre la FIG. 302. Cette particularité permet à l'observateur de scruter l'intérieur du noyau avec assez de facilité. On y découvre alors plus facilement la portion plasmatique, à la fois réticulée et granuleuse. Nous avons dessiné ce caryoplasma avec toute l'exactitude possible dans la FIG. 302 et dans la FIG. 301. A la périphérie les trabécules du réticulum simulent de petits fuseaux dont la pointe est dirigée vers la membrane; mais au centre elles continuent à former un réticulum ordinaire⁽¹⁾. Cette disposition radiée des trabécules indique, nous semble-t-il, que le caryoplasma se met en mouvement, et que le fuseau commence à s'élaborer.

(1) Ces simulacres de fuseaux ne sont donc que de simples dépendances du réticulum plastinien. Voir plus haut, p. 201, la note (3).

c). Pendant que ces changements s'exécutent au sein du noyau, le cytoplasme entre lui-même en activité. Ses granules se régularisent et se distribuent avec plus d'uniformité; en même temps les asters s'y dessinent en deux points opposés. Chose remarquable! Ces deux points sont toujours situés à une très grande distance du noyau, ainsi que le lecteur peut le constater sur les FIG. 301 et 302, et rien ne les rattache à ce dernier. A ce moment le cytoplasme interposé conserve son aspect ordinaire; nous n'avons pu y saisir la moindre modification apparente. Remarquons d'ailleurs que le noyau n'a pas subi de changement extérieur; il a conservé sa sphéricité, et sa membrane est entière. L'influence du noyau sur la production des asters ne peut donc être, dans le cas présent, qu'une influence cachée et s'exerçant exclusivement par voie osmotique.

Les rayons des asters convergent ou se croisent en un même point; on peut s'en assurer en regardant les asters de face, on n'y voit pas d'auréole centrale FIG. 309. En dessous de ce point on remarque parfois un ou plusieurs corpuscules, les corpuscules polaires. Ces corps sont constamment situés en deçà du point de croisement des rayons, c'est-à-dire du côté du noyau FIG. 301, *cp*. Celui-ci ayant conservé sa membrane, il est évident que les corpuscules polaires ne peuvent en dériver, sinon par osmose; mais une pareille provenance ne peut se constater par l'observation. En outre leur présence est inconstante; ainsi sur dix cellules prises au hasard, quatre seulement en étaient munies. Il ne paraissent donc jouer aucun rôle marquant dans la division (1).

2° Ensuite le noyau se bombe et s'effile vers les asters, ainsi que l'indique la FIG. 304. Les trabécules du réticulum plastinien s'orientent alors visiblement dans le sens de cet allongement. La membrane nucléaire *mn* se maintient toujours; elle se reconnaît aisément à ses granulations. Mais elle disparaît bientôt, pendant que le fuseau s'allonge et que les bâtonnets se retirent vers l'équateur FIG. 305. On remarquera sur cette figure un détail intéressant : bien que le fuseau soit parfaitement constitué, ses deux pôles sont encore très éloignés des asters; il n'a jusqu'à présent aucun rapport visible avec ces derniers. Nous avons vu plus de 20 figures semblables dans deux préparations; elles sont donc normales. Ce n'est qu'en continuant à s'étendre que les pointes du fuseau finissent par atteindre les asters FIG. 306.

Les bâtonnets, jetés pêle-mêle jusque là, s'ordonnent alors en couronne équatoriale FIG. 307. Cette couronne est rarement régulière; nous avons

(1) Nous avons rarement rencontré ces corpuscules chez les autres arthropodes. Ajoutons encore un mot. Ces corps nous ont paru liquides, ou semi-liquides, plutôt que solides; on dirait qu'ils ne sont que des gouttes de l'enchyème hyalin contenu dans les mailles au point d'où débent les asters.

dessiné dans la figure précédente la couronne la mieux ordonnée parmi celles que nous avons observées. Aussi lorsqu'on les regarde de face, c'est-à-dire par le pôle, leurs bâtonnets sont toujours irrégulièrement disposés FIG. 308. On compte de 20 à 24 éléments dans les couronnes, ainsi que dans les figures précédentes. Leur partie médiane est généralement un peu courbée vers l'intérieur du fuseau.

Pendant la phase équatoriale les asters ont envahi tout le cytoplasme et les granules de l'enchylème se sont amoindris considérablement; les cellules prennent alors l'aspect qui est indiqué par la FIG. 307. Tout le réticulum plastinien est transformé en rayons, et l'enchylème, devenu beaucoup plus homogène, ne renferme plus que des granules d'une extrême petitesse; le cytoplasme a donc subi une métamorphose complète. On peut suivre sur ces cellules, mieux encore que sur celles de la panorpe p. 285, le développement progressif des asters aux dépens du réseau plasmatique. On voit clairement dans la FIG. 309, représentant un aster naissant vu de face, la transformation graduelle des trabécules en rayons puissants. Ceux-ci demeurent d'ailleurs toujours réunis par des trabécules transversales, surtout dans la région équatoriale. L'étude de cet objet ne laisse subsister aucun doute dans l'esprit de l'observateur sur la nature et l'origine des asters. Ces phénomènes se constatent du reste, comme nous l'avons vu, chez les autres arthropodes PL. III, FIG. 84, 85, 100, etc., et nous en rencontrerons de nouveaux exemples chez les crustacés.

3° Nous avons cru en découvrant les volumineuses figures caryocinétiques de la scolopendre que nous arriverions facilement à saisir les phénomènes qui se passent dans la couronne équatoriale. Cependant nous n'avons pu obtenir tous nos apaisements concernant la division longitudinale. La seule image où nous ayons remarqué un indice de cette division est reproduite dans la FIG. 310. Nous avons trouvé dans cette couronne quatre bâtonnets gémisés dont l'aspect rappelle les figures de STRASBURGER, figures qui sont interprétées par cet observateur dans le sens d'une division longitudinale. La FIG. 311 est beaucoup plus fréquente. On y voit, à l'équateur, un très grand nombre de bâtonnets minces qui commencent leur acheminement vers les pôles. Ces figures prouvent évidemment qu'une division est intervenue. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes polaires FIG. 312 et le démontrent également. En rapprochant ces figures de la FIG. 310, et en tenant compte de ce qui se passe dans d'autres groupes, on peut conclure avec probabilité à l'existence de la division longitudinale (1).

(1) Pour conclure avec certitude il aurait fallu trouver un plus grand nombre de bâtonnets gémisés, ou en rencontrer dans plusieurs couronnes. Bien que les éléments constituant des bâtonnets dont il s'agit, éléments qui ont été dessinés exactement dans la fig. 310, soient beaucoup plus minces que les bâtonnets simples de la couronne, il se pourrait cependant à la rigueur que les bâtonnets gémisés fussent seulement le résultat de l'accolement de deux de ces derniers.

A leur arrivée aux pôles les éléments se rangent côte à côte et prennent plus ou moins la forme d'un **U**, **FIG. 312** et **313**. Leur ensemble constitue un croissant dont la concavité est tournée vers les pôles. Quant à dire ce qui se passe ensuite dans ses couronnes denses et serrées, ce serait chose impossible. Les croissants prennent généralement la forme sphérique avant de s'entourer d'une membrane. L'apparition de cette dernière est tardive : dans la **FIG. 314** elle n'existe pas encore sur le noyau supérieur, elle commence seulement à se dessiner sur l'inférieur. On voit qu'elle n'ait ici, comme d'habitude, à la périphérie du nouveau caryoplasma hyalin.

A l'inverse de ce qui a lieu chez les lithobies, les asters se maintiennent très longtemps dans la scolopendre; on les retrouve encore lorsque la membrane nucléaire s'établit. Le retour du cytoplasme à l'état quiescent se fait donc avec lenteur et d'une manière insensible.

IV.

Crustacés.

Pl. VI, Fig. 219 à 241; Pl. VII, Fig. 244 à 267.

Nos observations sur la caryocinèse des crustacées sont assez étendues. Elles ont porté sur divers groupes et sur un certain nombre d'espèces appartenant à chaque groupe : l'*Oniscus asellus*, l'*Armadillo asellus*, l'*Asellus aquaticus* et le *Gammarus pulex* parmi les édriophthalmes; la *Squilla mantis* parmi les stomatopodes; les *Crangon vulgaris* et *cataphractus* parmi les carides; enfin le *Maja squinado*, l'*Inachus scorpio*, la *Dromia vulgaris*, le *Carcinus menas*, l'*Acanthonyx lunulatus*, le *Xantho rivulosus*, les *Portunus depurator* et *holsatus*, la *Lupa hastata*, l'*Eryphia spinifrons*; la *Gebia littoralis*, les *Pagurus bernhardus*, *striatus* et *callidus*, le *Paguristes maculatus*, l'*Eupagurus Prideauxii*, le *Scyllarus arctus*, le *Clibanarius misanthropus*, etc., parmi les décapodes.

En général, on retrouve dans les crustacés toutes les particularités qui ont été signalées dans les autres groupes d'arthropodes; mais les détails de la division y sont généralement plus difficiles à apercevoir, à cause de la petitesse relative des cellules, et surtout à cause du nombre et de l'accumulation des éléments nucléiniens.

Le noyau quiscent des cellules testiculaires des crustacés est conformé à la manière ordinaire. Les anses du boyau nucléinien, habituellement nombreuses et serrées, se présentent sous des aspects divers, suivant les espèces, et suivant la génération à laquelle appartiennent les cellules qui les contiennent. Elles sont d'ordinaire d'autant plus marquées et plus régulières que les éléments sont plus jeunes et plus éloignés de leur transformation en spermatozoïdes. C'est donc au début de l'activité testiculaire que le boyau est le mieux caractérisé; plus tard les circonvolutions deviennent anguleuses, moniliformes et comme déchiquetées, et leur distribution perd beaucoup de sa régularité. Mais ce ne sont là que des détails insignifiants.

I. Stomatopodes : *Squilla mantis*, Fig. 254 à 267.

Toutes nos figures sont tirées d'une seule préparation exceptionnellement riche en divisions; elles se rapportent néanmoins à des générations différentes, car celles-ci sont nécessairement mélangées dans la cavité testiculaire.

¹⁰ La FIG. 254 représente le noyau au repos des jeunes métrocytes de la *Squilla mantis*; leur filament nucléinien est distinct et présente de nom-

breuses circonvolutions comme dans tout noyau typique. Au début de la division il s'épaissit et se raccourcit, mais sa forme pelotonnée est loin d'être aussi marquée que chez d'autres crustacés; la FIG. 237 *a* en donne une idée exacte, en supposant le filament uniformément répandu dans tout le noyau.

Lors de la scission de cette forme on remarque plusieurs particularités. Le plus souvent le boyau se segmente successivement en tronçons de plus en plus courts et épais, pour arriver au stade de la FIG. 255 où la scission est achevée. On y compte de 20 à 24 bâtonnets. Au stade marqué par cette figure nous avons constaté, sur toutes les préparations, le maintien de la membrane nucléaire et de la forme du noyau.

Celui-ci s'allonge ensuite en s'effilant aux deux extrémités; en même temps sa membrane s'efface, le fuseau et les asters se marquent, et les bâtonnets s'accumulent sur la zone médiane. Ces divers changements sont indiqués dans la FIG. 256. Bientôt les bâtonnets droits, ou courbés, se rangent en couronne équatoriale, en se serrant fortement les uns contre les autres FIG. 257 et 258. En faisant mouvoir les cellules pour observer les couronnes de face, on obtient l'aspect de la FIG. 263, c'est-à-dire qu'un certain nombre d'éléments restent à l'intérieur du fuseau.

On rencontre aussi chez la squille la scission en anses parallèles, les FIG. 261 et 262, 264 et 265 en fournissent la preuve. Mais cette forme est amenée de diverses manières. Tantôt la forme pelotonnée se parallélise dès le début FIG. 261, ainsi que nous l'avons décrit à propos des coléoptères et des autres groupes. D'autres fois le boyau se divise en longs tronçons qui se portent au centre du noyau, encore pourvu de sa membrane, FIG. 264. On voit alors, détail intéressant, le peloton central relié à la membrane nucléaire par de nombreuses trabécules rayonnantes du caryoplasma. Ces images sont assez fréquentes. Ensuite la membrane se disloque et les tronçons nucléiniens se répandent en rayonnant dans toute la cellule, ainsi que le montre la FIG. 265 *a*. Cette figure a une ressemblance marquée avec les figures correspondantes des araignées FIG. 168 et 186, PL. V. Peu à peu les anses se parallélisent suivant l'axe du fuseau qui commence à se former, et l'on passe ainsi à la FIG. 265 *b*. Dès lors les tronçons, encore allongés, n'ont plus qu'à se raccourcir et à compléter leur parallélisme pour reproduire la FIG. 262, et la couronne équatoriale de la FIG. 258. Les asters apparaissent pendant cette transformation; leurs caractères n'offrent rien de saillant.

Les couronnes à bâtonnets dressés sont plus communes que celles à bâtonnets recourbés.

Pendant la phase équatoriale le fuseau est net et assez puissant; il est beaucoup mieux marqué que les asters.

2° Les éléments de la couronne, nous l'avons dit, sont très serrés; ils vont presque jusqu'à se toucher, et ils s'agglutinent facilement en une bande amorphe sous l'influence des réactifs. Cette double raison fait qu'il est difficile de surprendre les initiales de la seconde phase. Nous avons cependant recueilli quelques faits qui sont de nature à faire admettre l'existence de la division longitudinale. Ces faits sont marqués dans les FIG. 258 *b* et 259.

La première indique une striation longitudinale de la couronne. L'aspect de ces couronnes striées est frappant, surtout lorsqu'elles sont mélangées avec des couronnes ordinaires. On peut admettre que ce phénomène est dû à la division longitudinale des bâtonnets; leurs moitiés, minces et contiguës, doivent produire sur l'œil l'effet d'une striation.

La seconde figure indique, selon nous, les premiers mouvements des bâtonnets jumeaux. Ceux-ci, en se courbant dans deux directions opposées, finiraient par se séparer entièrement. En même temps qu'ils se courbent, ils glissent l'un sur l'autre et, au premier moment, l'une de leurs extrémités s'engage dans la courbure de son voisin, comme on le voit en *y*. Ils s'éloignent ensuite et descendent, pour la plupart, la courbure en avant et sur deux rangées parallèles FIG. 260. La FIG. 259, que nous venons d'analyser, n'est pas une anomalie; elle n'est pas non plus le résultat d'un accident de préparation, car nous en avons vu au moins une dizaine de semblables dans la squille. Nous pouvons donc conclure que la séparation et le retour des éléments vers les pôles se fait normalement comme nous venons de le décrire.

Les couronnes polaires sont régulières, et le boyau se reconstitue rapidement; il est déjà totalement reformé dans la FIG. 267, bien que la nouvelle membrane nucléaire y soit à peine indiquée.

II. Carides : *Crangon cataphractus*, Fig. 247 à 253.

C'est dans ce *Crangon* que nous avons pu étudier le plus complètement la caryocinèse du groupe des carides, sans doute parce que nous avons eu la bonne fortune d'y rencontrer de très jeunes métrocytes en division.

Le noyau de ces cellules est remarquable par son volume et sa constitution typique. Malgré sa minime épaisseur le boyau, granuleux et quelque peu moniliforme, y est d'une grande netteté; ses circonvolutions sont largement distribuées, et l'œil peut en suivre aisément la continuité. Lorsque le noyau est vu d'en haut, les anses rayonnent de la périphérie vers le centre FIG. 252, à droite; lorsqu'il est vu de profil, elles sont sensiblement parallèles FIG. 252, à gauche. Les circonvolutions sont donc ordonnées comme chez les arachnides, et les pôles organiques du noyau se distinguent sans peine.

La structure réticulée du cytoplasme est peu visible dans ces cellules; elle est masquée par la présence d'enclaves, *e* dans la plupart des figures, irrégulières de forme, et qui représentent sans doute le *Nebenkern* des auteurs. Ces enclaves, de nature plastino-albuminoïde, ont une grande ressemblance avec les nucléoles plasmatiques; comme ces derniers, elles se teignent intensément par la safranine, l'hématoxyline, etc. et, à part le réticulum qu'elles renferment, elles sont dissoutes par les liquides digestifs artificiels. A l'état quiescent, elles sont répandues sans ordre apparent dans le protoplasme; leur nombre est généralement de deux à quatre.

Première phase.

Ce qui distingue la caryocinèse des jeunes cellules-mères du *Crangon*, au début, c'est le peu d'épaisseur et le peu d'apparence de la forme pelotonnée. Le boyau ne subit, pour ainsi dire, aucune modification pour passer à cette forme; ses anses se coupent en tronçons comme le montre la FIG. 247 *a*, voilà tout. Sans recourir à cette scission, l'observateur ne pourrait distinguer cette forme du boyau au repos. Cette particularité s'est montrée sur tous les noyaux, au nombre de plus de 50, que nous avons rencontrés à ce stade dans diverses préparations; elle est donc normale.

La scission du boyau est successive. Il se débite d'abord en fragments allongés qui conservent plus ou moins leur disposition rayonnée ou parallèle, et qui continuent ensuite à se scinder jusqu'à la formation des bâtonnets définitifs; ceux-ci sont alors distribués sans ordre apparent, ainsi que l'indique la FIG. 247 *b*. Les bâtonnets sont nombreux; nous en avons compté de 40 à 44 dans tous les noyaux semblables.

A ce moment, la membrane nucléaire est encore apparente; mais elle disparaît lorsque le noyau s'allonge et que le fuseau se produit. En même temps les bâtonnets s'accumulent vers la zone médiane, à la manière que nous connaissons et que le lecteur peut constater sur les FIG. 230 *b*, 256; puis ils s'ordonnent en couronne équatoriale. Celle-ci est généralement constituée par des bâtonnets droits, très serrés, et dont l'indépendance ne se maintient que sur les préparations réussies. Cette couronne est vue de côté dans la FIG. 248 *a*. La FIG. 248 *b* montre une couronne semblable, mais formée de bâtonnets légèrement courbés en dedans; nous n'avons remarqué que 7 ou 8 couronnes de cette espèce. Dans la FIG. 249 *a*, la couronne équatoriale est vue de face; les bâtonnets y sont distribués dans toute l'épaisseur du fuseau: ce qui se conçoit, car, vu leur grand nombre, ils ne pourraient se placer tous à la périphérie.

Les asters sont peu apparents, même pendant la phase équatoriale, ou pour mieux dire ils n'existent pas, car c'est à peine si nous avons pu, à deux reprises seulement, en découvrir une indication vague à l'un des pôles. Cette absence d'asters est due sans doute au déplacement des enclaves. En effet pendant l'allongement du noyau ces corps s'acheminent vers les extrémités du fuseau pour y occuper une position déterminée. Lorsqu'ils sont deux, ils se portent chacun à un pôle, en prenant la forme d'un croissant dont la concavité est tournée vers le fuseau; cela se voit sur la FIG. 250. Lorsqu'ils sont quatre ils se placent deux à deux à chaque pôle, mais latéralement, ainsi que le marque la FIG. 248; enfin s'ils sont trois, l'un se place en forme de croissant à une extrémité, les deux autres en position symétrique à la seconde extrémité du fuseau. Cette disposition est constante; c'est à peine si nous avons trouvé une exception parmi les nombreuses formes équatoriales qui ont passé sous nos yeux.

Quelle est la cause de ces mouvements singuliers? Il semble peu probable que de pareilles enclaves puissent être animées de mouvements amiboïdes. Nous préférons admettre qu'elles sont passives dans leurs déplacements, qu'elles sont amenées peu à peu vers les pôles par les mouvements dont le cytoplasme est animé pendant la caryocinèse. Ces mouvements sont certains, et la production constante des asters aux deux pôles indique qu'ils s'exécutent symétriquement par rapport à l'axe du fuseau.

Seconde phase.

Nous reproduisons fidèlement dans la FIG. 249 les changements que nous avons remarqués dans la constitution des bâtonnets pendant leur arrêt à l'équateur. Avec l'objectif 118 et l'oculaire 1, on aperçoit nettement en coupe optique transversale que les bâtonnets pleins du noyau *a* se sont creusés, et que la nucléine s'est portée à la périphérie sous la forme de granules irréguliers, *b*. En se servant de l'oculaire 4, les bâtonnets prennent l'aspect *c* et *d*, suivant qu'ils sont examinés de face ou de profil. Ces figures indiquent sans doute un commencement de division longitudinale. La nucléine s'est accumulée sur deux bandes opposées, présentant des contours déchiquetés, et qui formeront bientôt deux minces filaments par l'étranglement de la portion médiane et hyaline. Nous avons vu trois couronnes semblables.

Un autre indice de la division longitudinale est fourni par la FIG. 250, figure que nous avons rencontrée huit ou neuf fois avec les mêmes caractères. La zone équatoriale renferme un grand nombre de bâtonnets minces et moniliformes, distribués irrégulièrement, mais présentant néanmoins une

certaine orientation longitudinale. Ces images correspondent à celle de la FIG. 259 de la *Squilla mantis*; selon nous, les bâtonnets jumeaux y sont en voie de séparation et d'acheminement vers les pôles. Bientôt en effet ils se distribuent en deux groupes, en s'incurvant et en dirigeant leur courbure vers les extrémités du fuseau. L'image qui en résulte est tellement semblable à celle de la FIG. 260 que nous avons cru inutile de la reproduire.

Les couronnes polaires du *Crangon* sont d'une régularité admirable. Malgré leur multiplicité, les bâtonnets en U conservent leur indépendance, et dirigent régulièrement leurs branches, l'une vers l'extérieur l'autre vers l'intérieur de la couronne, FIG. 252 et 251. Dans la FIG. 252 la couronne est vue, en *a*, par le pôle des asters, tandis que, en *b*, elle est vue de profil; dans la FIG. 251 elle est vue de face, mais un peu obliquement. Cette disposition des éléments nous donne la clef de la structure rayonnée et parallèle du noyau à l'état de repos, structure qui a été mentionnée plus haut, p. 309.

On s'est efforcé d'indiquer dans la FIG. 253 la reconstitution du boyau à l'aide des couronnes polaires. En *a*, le nouveau noyau est vu par le côté qui regarde les asters, comme en *a* de la FIG. 252. En *b*, il est vu par le pôle opposé, celui qui regarde l'équateur, afin de montrer la manière dont les éléments des couronnes se soudent. Ces éléments s'infléchissent par leurs extrémités libres vers l'intérieur, et bientôt ils finissent par se rencontrer. Ils se conjugent alors bout à bout, mais de manière à unir leurs branches opposées : la branche intérieure avec la branche extérieure et vice versa. Le résultat de cette union est nécessairement un boyau continu. Nulle part nous n'avons vu ce mode d'union avec autant de clarté, pas même chez les araignées où l'on constate si bien l'inflexion de l'extrémité libre des branches vers l'intérieur des couronnes.

La membrane nucléaire apparaît assez tôt, et elle s'établit toujours immédiatement contre la masse nucléinienne, ainsi qu'on le voit dans les FIG. 251 à 253.

III. Décapodes : *Portunus depurator*, Fig. 230 et 231 ;

Pagurus bernhardus, Fig. 235 à 241.

Les diverses espèces de décapodes, brachyures et macroures, présentent une grande analogie dans le facies de leurs figures caryocinétiques et la marche de leur division; les deux types que nous choisissons résumant les principaux phénomènes que nous y avons observés.

I. Caryocinèse normale,

1° Le noyau quiescent des jeunes cellules-mères est représenté dans la FIG. 235. En général, le filament nucléinien qu'il renferme est assez irrégulier.

gulier dans ses allures et ses anses, d'aspect tourmenté, semblent unies en réticulum. Mais lorsque le noyau entre en activité, les circonvolutions se régularisent et deviennent indépendantes; la forme pelotonnée y est en effet nettement caractérisée, FIG. 236 et 237 *a*. On remarque cependant de grandes différences dans cette forme, non seulement d'espèce à espèce, mais de cellule à cellule au sein d'une préparation; ainsi, par exemple, tantôt le boyau acquiert une grande épaisseur FIG. 236, tantôt il demeure beaucoup plus mince et plus tortillé FIG. 237 *a*.

Quelles que soient ces variations, le peloton se segmente successivement en tronçons de plus en plus courts et épais, FIG. 230 *a* et 237 *b*. A partir de ce stade le noyau s'allonge et développe son fuseau, les asters apparaissent et les bâtonnets se portent sur la zone médiane; ces divers changements sont indiqués par la FIG. 230 *b*. Bientôt s'organise la couronne équatoriale. Le plus souvent celle-ci est à bâtonnets droits, FIG. 239, mais on en trouve aussi qui ont des bâtonnets recourbés, soit en dedans FIG. 230 *c*, soit en dehors FIG. 230 *d*.

Nous venons de dire que les asters se montrent au stade *b* de la FIG. 230; cependant ce n'est qu'à la phase équatoriale qu'ils acquièrent tout leur développement. Pendant leur expansion le réticulum cytoplasmique, qui est si net et si régulier dans les FIG. 230 *a* et *b*, 231 et 235 à 237, se transforme tout entier en rayons, et les granules de l'enchylème s'effacent de plus en plus. La cellule possède alors un tout autre aspect; elle devient pour ainsi dire transparente, tant est grande la délicatesse des asters et l'homogénéité du plasma qui les baigne, FIG. 230 *c* et *d*, FIG. 239.

2° Nous n'avons pas constaté directement la division longitudinale des bâtonnets équatoriaux; mais en comparant les images qui suivent la dislocation de la couronne avec les images analogues des groupes précédents, on est porté à admettre son existence. Ainsi on voit dans la FIG. 230 *f*, la couronne scindée en deux groupes parallèles d'éléments ayant la forme de fer-à-cheval, qui se correspondent et sont placés sur un même filament en se regardant par leur côté concave. Ces éléments ont une grande tendance à s'agglutiner, et à former deux bandes homogènes et amorphes en apparence; cependant ils demeurent distincts dans les bonnes préparations.

Pendant leur descente vers les pôles, les séries de bâtonnets conservent leur position rectiligne comme dans la FIG. 230 *g*; ou bien elles s'incurvent sur les bords pour former un cercle à large courbure et dont la concavité est tournée vers les asters, FIG. 240. Enfin, aux pôles, ils s'ordonnent en une couronne régulière et serrée qui a beaucoup d'analogie avec celle des scorpiens PL. V, FIG. 201, mais qui est encore plus fournie d'éléments.

La reconstitution des nouveaux noyaux est très difficile à suivre. Nous avons souvent remarqué chez les pagures la FIG. 241. On y voit beaucoup de bâtonnets unis ensemble, tandis que d'autres ont encore leurs extrémités libres; en outre les anses du boyau s'élargissent et se développent d'abord du côté des pôles, en prenant l'aspect qu'elles possèdent dans le noyau quiescent de la FIG. 235 (1). La membrane nucléaire apparaît lorsque la portion intérieure a pris l'aspect de la portion polaire; elle naît contre l'élément nucléinien qui demeure plongé dans un protoplasme granuleux et peu éclairci.

Les asters s'évanouissent tôt : il est rare en effet qu'il en existe encore des traces lorsque les couronnes polaires s'établissent.

Une chose digne d'attention c'est que, au fur et à mesure que les asters s'effacent, le réticulum plasmatique se reconstitue et redevient aussi net qu'à l'état de repos. Les FIG. 240 et 241 montrent clairement ce détail intéressant.

II. *Particularités diverses.*

Un mot maintenant sur quelques figures dont nous n'avons pas encore parlé, et qui demandent quelques explications.

a) On rencontre assez souvent chez les décapodes, surtout dans certaines préparations, les images des FIG. 232 et 233, dont le facies est différent de celles que nous avons étudiées jusqu'à présent. Ces figures proviennent du *Carcinus menas*. La FIG. 233 a est identique avec les FIG. 205, 103, etc. Elle marque vraisemblablement la séparation, encore incomplète aux extrémités, des bâtonnets jumeaux issus de la division équatoriale, et par conséquent l'étape qui précède immédiatement celle de la FIG. 230 f.

La FIG. 233 b indique le retour des éléments vers les pôles. Ceux-ci sont rectilignes, et comme étirés à leur extrémité intérieure. Ils marchent sur deux rangées linéaires et parallèles, en se maintenant exactement au même niveau, et ceux qui se correspondent sont toujours sur un même filament. La régularité de ces figures nous a frappé autant que leur uniformité. Leur génèse s'expliquerait aisément en admettant la division transversale des bâtonnets de la couronne équatoriale, mais elle peut s'expliquer également à l'aide de la division longitudinale. Les bâtonnets jumeaux se sépareraient d'abord par une extrémité; puis en se portant, l'un vers le haut l'autre vers le bas, ils achèveraient leur séparation en s'étirant un peu à l'autre extrémité. On ne peut donc tirer, de ces sortes de figures, aucune conclusion en faveur de l'un ou l'autre mode de division des éléments de la couronne.

(1) Cette figure ressemble beaucoup à la figure 19 de HEUSER, l. c. TAF. II.

Quant à la FIG. 232, que nous avons observée dans divers crabes, elle frappe par la minceur et le grand nombre de ses bâtonnets : nous en avons souvent compté de 30 à 40; en outre chacun d'eux est porté par un filament séparé. Ces sortes de couronnes ne sont peut-être que des couronnes ordinaires, à éléments plus nombreux et plus ténus. Mais nous pourrions aussi les considérer comme des couronnes dans lesquelles la division longitudinale s'est achevée sur place. Nous n'avons qu'un fait, peu probant il est vrai, pour appuyer cette manière de voir, le voici : dans toutes les préparations où nous avons remarqué ces images, elles étaient associées à des couronnes ordinaires, ayant seulement de 16 à 20 bâtonnets trapus.

b) Il n'est pas rare de rencontrer chez les brachyures aussi bien que chez les macroures, surtout parmi les métrocytes d'âge moyen, les FIG. 231, 238, et autres figures analogues. On voit dans la FIG. 231 et dans la FIG. 238 *a* un boyau pelotonné, ramassé dans la zone médiane du noyau, et dont la plupart des anses ont une tendance marquée au parallélisme. Dans la FIG. 238 *a* la membrane nucléaire est encore visible; dans la FIG. 231 elle a disparu. La FIG. 238 *b* porte une couronne ou plutôt une lame équatoriale particulière. Au lieu d'être formée de bâtonnets distincts et alignés, elle est apparemment constituée par un amas de petites anses parallèles ou obliques qui font retour de l'une à l'autre. Ces figures dérivent certainement les unes des autres, car on trouve tous les intermédiaires entre les étapes 238 *a* et 231 et l'étape 238 *b*, et elles se trouvent toujours ensemble dans les préparations.

D'après nous, ces images représentent le second mode de scission de la forme pelotonnée, celui à anses parallèles; seulement cette scission est retardée. Pour se convaincre de la justesse de cette interprétation il suffit de comparer les figures précitées avec les figures correspondantes des édriophthalmes, de l'armadille par exemple, où ce second mode s'exécute normalement. En effet la FIG. 238 *a* est identique avec la FIG. 221; la FIG. 231 correspond, à part la scission, à la FIG. 222 dans laquelle la membrane nucléaire a disparu, et où les asters se marquent également. De part et d'autre, à partir de ce moment, les éléments parallèles vont se rétracter et se ramasser à l'équateur, pendant que le noyau s'allongera en fuseau. Il n'y a donc qu'une seule différence : le retard apporté, chez les décapodes, dans la séparation de la forme pelotonnée en tronçons distincts.

Nous avouons volontiers qu'il est impossible de lire clairement dans la couronne de la FIG. 238 *b*; déjà au stade des FIG. 231 et 238 *a*, il serait téméraire d'affirmer que le boyau n'est pas sectionné en quelques tronçons très allongés, tant les anses y sont serrées. Mais la scission est encore loin

d'être achevée à l'étape de la FIG. 238 *b*, car, au lieu d'être nettement coupés aux deux extrémités, la plupart des éléments font retour par un crochet aux éléments voisins; ces retours se remarquent également sur les vues de face.

Que se passe-t-il ensuite dans ces couronnes? On ne pourrait le constater directement. Nous devons dire néanmoins que dans les préparations assez nombreuses qui en contenaient, nous n'avons rencontré, pour marquer les étapes subséquentes, que des figures identiques à celles des FIG. 230 *f* et 240; d'après cela, la scission du boyau s'achèverait sûrement à l'équateur. Quant à la division longitudinale, elle s'y fait peut-être aussi; mais on conçoit qu'il est impossible de recueillir aucune donnée précise à son sujet au sein de pareilles couronnes.

c) Enfin dans les préparations où les spermatozoïdes abondent, mais où il y a encore des cellules-mères des dernières générations en voie de division, on rencontre fréquemment des figures qui accusent une certaine dégradation, devenant de plus en plus profonde, des processus de la caryocinèse. Nous en avons représenté quelques-unes provenant de la *Dromia vulgaris* FIG. 234, du *Pagurus striatus* FIG. 244, et du *Pagurus callidus* FIG. 245.

Le mode de caryocinèse représenté par la FIG. 244, présente beaucoup d'analogie avec celui que nous venons de décrire. Il s'en distingue néanmoins par deux caractères : le maintien de la membrane nucléaire et le peu de développement du fuseau; entrons dans quelques détails.

Le noyau au repos est sphérique, et possède un mince filament nucléinien pelotonné. Sa membrane est épaisse et nettement ponctuée. Au début de la caryocinèse, le boyau s'aplatit perpendiculairement à l'axe du fuseau futur, tandis que les anses nucléiniennes se parallélisent au contraire dans le sens de cet axe. La membrane est encore intimement appliquée sur le contenu du boyau, et les asters sont déjà fortement accentués. Tous ces détails se remarquent en *a*, FIG. 244. Bientôt la membrane se soulève aux deux pôles, et l'on voit apparaître un fuseau intérieur pendant que la portion nucléinienne se concentre dans la zone médiane, *b*. En *c* ces phénomènes s'accroissent, pour former ensuite la couronne équatoriale *d*. En fin celle-ci se scinde en deux moitiés qui gagnent les pôles, sans que la membrane nucléaire disparaisse, comme on peut s'en assurer par l'inspection de l'image *f*.

La membrane du noyau se maintient donc pendant toute la durée de la caryocinèse. La constatation de ce phénomène assez étrange est facilitée par les caractères de cette membrane : son épaisseur notable et ses nombreuses granulations. Or ces caractères se conservent dans toutes les positions que

prennent les cellules, et ils se retrouvent à la fois sur des centaines d'éléments en division; le doute ne nous paraît donc pas possible.

Ces faits sont importants. Ils prouvent d'abord que le fuseau peut dériver exclusivement du noyau; ensuite ils sont de nature à jeter du jour sur la caryocinèse des protistes (1).

Quant au filament nucléinien, il est difficile de dire s'il se scinde avant l'étape de la couronne équatoriale. Nous croyons cependant avoir remarqué un assez grand nombre de bouts libres dans la FIG. 244, *b* et *c*. En tous cas, à cette période, les anses sont amenées sensiblement au parallélisme; les mêmes figures le démontrent suffisamment.

La FIG. 245 est aussi très instructive. A une certaine période, le noyau au repos du *Pagurus callidus* présente exactement les mêmes caractères que le précédent et, lorsqu'il entre en division, il subit les mêmes modifications *a*, *b*, *c* jusqu'au stade de la couronne équatoriale. Cependant il prend souvent une forme irrégulière, anguleuse, et le filament nucléinien y est beaucoup moins distinct; en outre les asters et le fuseau font défaut. Nous avons dessiné en *a* la seule indication d'un aster, que nous ayons rencontrée. Le vide qui se produirait par le retrait progressif du noyau, *b* et *c*, est comblé par le cytoplasme; le réticulum plasmatique demeurant toujours intimement attaché à la membrane nucléaire en suit les mouvements.

Ensuite la couronne équatoriale se scinde en deux portions parallèles. Cette scission semble se faire par un étranglement analogue à celui de la division directe; en effet, il n'est pas rare de voir les deux moitiés demeurer unies pendant quelques temps par un pédicule, *d*, qui s'étire de plus en plus comme chez l'aphrophore PL. I, FIG. 7. Une fois séparées les moitiés s'élargissent et tendent à reprendre la forme ovale ou sphérique, ainsi qu'on l'a indiqué en *f*.

Nous avons revu les mêmes phénomènes sur plusieurs pagures, et on les constate sur des préparations entières; ils n'ont donc aucun caractère accidentel. On les retrouve également dans les brachyures; la FIG. 234, PL. VI, tirée de la *Dromia vulgaris*, le prouve à l'évidence, sans qu'il soit besoin d'en faire à nouveau le commentaire.

Ainsi, dans certains décapodes, la caryocinèse perd de ses caractères pour se rapprocher de la division directe à mesure que les métrocytes s'éloignent de leur souche primitive, ou s'approchent du moment de la formation des spermatozoïdes.

(1) Comme on le dira à la fin de ce mémoire.

Observations antérieures.

Parmi les crustacés, la caryocinèse n'a été observée que dans un genre de décapodes, le genre *Astacus*(1). NUSSBAUM en représente quelques étapes chez l'écrevisse, mais ses figures et la description qu'il en donne sont fort incomplètes, ainsi que nous l'avons déjà fait observer(2). C'est ici le lieu d'entrer dans de plus amples détails.

On sait, surtout depuis GROBBEN(3), que les phénomènes de la spermatogénèse se déroulent chez l'*Astacus* de juillet en septembre; c'est en effet au commencement de juillet que nous avons rencontré les premières cellules-mères dans les cœcums testiculaires.

Ces premières métrocytes naissent, selon toute apparence, par étranglement; peut-être se multiplient-elles tout d'abord suivant ce mode de division, mais bientôt elles entrent en caryocinèse.

Notons d'abord une particularité que nous avons constatée au début de ce phénomène : sur un certain nombre de préparations la caryocinèse était intérieure. La FIG. 246, x et y, marque ce détail singulier. Elle représente une couronne équatoriale à bâtonnets érigés, renfermée avec son fuseau dans la membrane nucléaire; celle-ci a en effet conservé toute son intégrité. Nous avons rencontré dans une seule coupe microtomique de GILSON jusqu'à 10 ou 12 figures semblables; la membrane du noyau, colorée par l'hématoxyline, y était encore tellement évidente qu'on se serait cru en présence d'un noyau au repos. Nous n'avons pu décider si la membrane se maintient pendant les phases subséquentes; quelques fuseaux, portant des couronnes polaires, qui se trouvaient dans la même préparation en étaient dépourvus. Mais nous avons pu constater aisément que les bâtonnets des couronnes étaient répandus dans toute l'épaisseur du fuseau, et ne formaient pas seulement un cercle périphérique.

On remarquera en outre que, malgré la présence de la membrane nucléaire, la FIG. 246, x, porte des asters et des corpuscules polaires. Dans la cellule figurée, les corpuscules étaient au nombre de trois à chaque pôle, et ils étaient renfermés dans une gouttelette contenant des albuminoïdes liquides et simulant une vacuole; sur d'autres cellules la gouttelette ou les granules existaient seuls. Le nombre et le volume des corpuscules sont excessivement variables; nous en avons parfois compté jusqu'à 10, mais alors ils sont de petite taille et simulent des granulations ordinaires de l'enchyme.

(1) Voir plus haut p. 247.

(2) Ibidem.

(3) GROBBEN, l. c. plus haut, p. 245.

Cependant la caryocinèse normale ne tarde pas à se faire jour.

Dans la description qui va suivre, nous aurons surtout en vue les phénomènes qui se passent durant le mois d'août, époque à laquelle la caryocinèse est dans toute sa vigueur.

A cette période le boyau du noyau au repos, irrégulier et bosselé, présente souvent un aspect particulier, remarqué par NUSSBAUM : ses anses au lieu d'être courbées, paraissent anguleuses. Cette disposition est plus apparente que réelle. Elle frappe surtout lorsqu'on se sert d'un objectif ordinaire et qu'on met au point pour voir le noyau dans son ensemble; on obtient alors une image qui ressemble à la FIG. 53 de NUSSBAUM. On juge mieux de la disposition et de la courbure des anses, en mettant successivement au point les divers plans du noyau à l'aide d'un objectif à grand angle d'ouverture. On voit alors que les circonvolutions, accumulées à la périphérie, présentent généralement des retours ordinaires; mais en abaissant l'objectif on aperçoit un certain nombre de filaments qui traversent la cavité nucléaire en ligne droite dans différentes directions, et qui couperaient les anses de la surface, sous les angles les plus divers, si elles se trouvaient dans le même plan. C'est à cette particularité, selon nous, qu'est dû surtout l'aspect anguleux dont parle NUSSBAUM. Nous avons essayé de montrer à la fois la marche des circonvolutions superficielles et intérieures dans la FIG. 246 *a*, dessinée exactement avec $1/18$, 1, en variant un peu la mise au point. Le parcours des anses diffère d'ailleurs beaucoup de noyau à noyau, et d'une époque à l'autre; ce détail, on le conçoit, n'a qu'une minime importance.

Première phase.

NUSSBAUM résume tous les phénomènes de cette phase en deux mots : - *die Fäden weichen aus einander und ordnen sich central in einer Spindel.* « Nos observations nous permettent de combler en partie la lacune que laisse subsister cette phrase, trop succincte et quelque peu obscure.

La forme pelotonnée est peu caractérisée chez l'*Astacus*; elle n'est guère mieux marquée que dans le *Crangon*, p. 310. Cependant au moment voulu le boyau se divise. Cette division est lente et irrégulière. Dès son début on aperçoit, à côté de petits tronçons ayant les dimensions des éléments de la couronne, de longs fragments encore enroulés et pour la plupart moniliformes. La scission est déjà très avancée en *b* de la FIG. 246; néanmoins on peut y constater les variations les plus étendues dans les dimensions des éléments séparés. Du reste il y a une grande diversité sous ce rapport d'un noyau à l'autre. Ainsi, par exemple, il n'est pas rare de rencontrer des noyaux parvenus à cette étape et encore pourvus de leur membrane, dont les tronçons sont réduits aux dimensions des bâtonnets de la

couronne, à peu près comme dans la FIG. 237, *b*. On remarquera dans la FIG. 246, *b* que le boyau, en se divisant, s'épaissit et devient de plus en plus moniliforme.

Bientôt le noyau s'allonge modérément et les tronçons nucléiniens, quelle que soit leur longueur, s'orientent dans la direction du fuseau, tout en se rapprochant de l'équateur. L'image du noyau est alors celle des FIG. 230, *b* et 256, seulement l'orientation longitudinale des bâtonnets y est plus sensible.

A cette époque le fuseau, les asters et les corpuscules polaires ont apparu.

Les éléments continuent leur marche vers l'équateur.

Lorsque le noyau, ce qui est fréquent, renferme encore des bâtonnets allongés, ceux-ci lui donnent un aspect particulier. Sur les vues de profil, le fuseau étant couché, on croirait avoir affaire à une scission parallèle FIG. 262; mais lorsque le fuseau est vu obliquement, un certain nombre de tronçons semblent diverger à partir du centre et, comme ils sont moniliformes, ils font l'impression de corpuscules distincts et superposés radialement. La FIG. 54 *b* de NUSSBAUM représente selon nous une de ces vues obliques, et non une couronne équatoriale examinée par un pôle, ainsi que nous le dirons tout à l'heure; cette figure indique certainement une étape antérieure à la couronne. D'ailleurs, à ce moment, les images varient notablement suivant les dimensions des bâtonnets.

Jusqu'ici ces derniers, avec leurs filaments achromatiques qui sont déjà bien visibles, remplissent tout le fuseau. Mais alors ils se portent en masse vers la périphérie, en désertant progressivement le centre comme l'indiquent les deux FIG. 246 *c* et 246 *c'*. Peu à peu le fuseau s'élargit à l'équateur et les bâtonnets, malgré leur grand nombre, peuvent s'ordonner à sa périphérie; ils s'y dressent en effet sur une seule rangée circulaire, FIG. 246 *d* et *d'*. Ainsi se constitue la couronne équatoriale dont la régularité est des plus remarquable. Cette couronne ne présente donc aucun bâtonnet intérieur, contrairement à ce qu'admet NUSSBAUM. La disposition unisériée des éléments est bien plus sensible chez l'écrevisse que chez les sauterelles FIG. 25, et la forficule FIG. 53, sans doute parce que le diamètre des couronnes est plus considérable. Le moindre doute ne peut exister concernant cette disposition; l'observation est des plus facile, et de semblables couronnes se remarquent en grand nombre, ou même exclusivement, chez tous les individus à l'époque indiquée. Plus tard elle existent encore, mais les couronnes à bâtonnets intérieurs sont plus fréquentes à la fin de la spermatogénèse.

Les bâtonnets, à l'équateur, sont généralement un peu courbés vers l'intérieur du fuseau, et ils portent un léger étranglement en leur milieu; on

dirait qu'ils sont formés de deux articles des filaments moniliformes dont il a déjà été question. On compte habituellement de 60 à 70 éléments dans les plus larges couronnes.

Tels sont les principaux caractères de la couronne équatoriale. Cependant lorsqu'on porte son attention sur les détails on y remarque des variations. Ainsi, dans certains cas, ses éléments paraissent blottis les uns derrière les autres sur deux rangées irrégulières. Peut-être que la couronne n'est pas encore achevée; peut-être aussi les bâtonnets n'ont-ils pu trouver tous place à la périphérie du fuseau qui ne s'est pas assez dilaté. D'autres fois les éléments sont placés sur un cercle unique et régulier, chacun sur un filament, mais leur longueur est variable, FIG. 246 *d'*. Ce phénomène assez singulier s'explique en admettant que la scission du boyau, qui se fait lentement avons-nous dit, n'a pas eu le temps de se parfaire avant l'organisation de la couronne.

A la phase que nous venons de décrire on ne peut plus constater la présence de filaments achromatiques à l'intérieur du fuseau; ils sont tous refoulés avec les bâtonnets sur la zone extérieure. Mais nous avons remarqué sur cinq ou six cellules de l'*Astacus* un fait qui nous avait déjà frappé chez la forficule. Il existe dans le plan de la couronne des trabécules plus ou moins radiales, FIG. 246 *d''*, qui semblent relier les filaments périphériques du fuseau. Nous appelons l'attention des observateurs sur ce détail qui nous paraît important, et sur lequel nous reviendrons plus loin.

Les asters sont moins marqués chez l'*Astacus* que chez d'autres crustacés. Cependant on peut constater aisément qu'ils ne sont pas uniquement constitués par les houppes polaires des FIG. 54 *a* et 55 de NUSSBAUM, mais qu'ils renferment en outre des filaments qui se répandent dans toutes les directions, FIG. 246 *d* et *f'*.

Quant aux corpuscules polaires, rien n'est plus variable. Tantôt ils sont peu nombreux et bien dessinés, tantôt ils forment des amas étendus de granules plasmatiques; ils présentent en résumé les modifications dont nous avons parlé à propos des figures intérieures, p. 318.

Nous n'ajouterons qu'un mot. Sur un assez grand nombre de cellules en division nous avons constaté l'existence de corpuscules et d'amas granuleux dans d'autres endroits du cytoplasme, comme on peut le voir dans la FIG. 246 *f'* aux abords du fuseau. Ce fait prouve une fois de plus que ces productions ne sont qu'une modification de l'enclhlème protoplasmatique.

Seconde phase.

Malgré les recherches les plus attentives et les soins les plus minutieux, nous n'avons saisi aucun indice de division longitudinale à l'équateur; nous

n'avons jamais rencontré d'images semblables à celles des FIG. 292, 293, 52 *b*, etc. Nous n'avons jamais observé non plus, même sur les préparations les mieux réussies et dans lesquelles l'indépendance des branches des bâtonnets recourbés aurait dû se maintenir aussi bien que sur d'autres objets, la scission de la couronne en deux séries parallèles de bâtonnets en fer à cheval et opposés l'un à l'autre sur un même filament, rappelant celles des FIG. 160 et 229, par exemple. En observateur consciencieux nous devons nous contenter de relater les faits observés.

Le plus souvent les bâtonnets des deux groupes issus de la couronne sont constitués par un seul article, et ils sont de moitié plus courts, mais aussi épais que ceux de l'équateur, FIG. 246 *f'*. Dans la FIG. 55 de NUSSBAUM ils sont un peu plus étroits, mais surtout beaucoup plus courts que dans la FIG. 54 *a*. Les choses se présentent donc comme si les éléments de la couronne se divisaient transversalement par l'achèvement de l'étranglement qu'ils portaient auparavant. Et en effet, sur trois couronnes différentes nous avons vu clairement l'image de la FIG. 246 *f*, dans laquelle les deux lobes de certains bâtonnets sont réunis encore par un pédicule d'une extrême minceur, tandis que sur d'autres ils sont déjà nettement séparés.

Les groupes qui se détachent de l'équateur forment rarement deux rangées parallèles et régulières; les bâtonnets en sont éparpillés et diversement placés, FIG. *f'*. Une chose est à noter, c'est qu'ils se maintiennent constamment à la périphérie du fuseau sur les filaments achromatiques; ils restent donc, dans leur ensemble, ordonnés en couronne creuse jusqu'à leur arrivée aux pôles. Il est aisé de vérifier ce fait en examinant obliquement le fuseau, comme l'indique la FIG. 246 *g*. Nous n'avons vu nulle part cette disposition des bâtonnets en marche avec autant d'évidence que chez l'*Astacus*.

Lorsqu'ils arrivent à l'endroit du fuseau où les filaments s'infléchissent fortement vers les pôles, le cercle qu'ils forment perd en diamètre; les bâtonnets, de plus en plus pressés, ne peuvent plus se tenir au même niveau, les uns vont jusqu'au pôle, les autres restent en deçà. Aussi, lorsqu'une couronne polaire est vue de face, FIG. 246 *j*, elle paraît formée de plusieurs étages de bâtonnets disposés radialement, et qui semblent se souder ensuite pour constituer les anses du nouveau boyau.

Les asters, ainsi que l'a fait remarquer NUSSBAUM, s'effacent de bonne heure; on en trouve encore cependant ça et là de bien marqués à l'étape des couronnes polaires. Les corpuscules se maintiennent plus longtemps, ils sont groupés et comme blottis contre ces couronnes. Bientôt cependant ils s'effacent graduellement, et repassent à l'état d'enchylème ordinaire pendant la reconstitution des noyaux.

Nous avons dit que certains bâtonnets des couronnes équatoriales sont plus longs que les autres. Nous avons, à plusieurs reprises et sur des individus différents, retrouvé ces bâtonnets au milieu des éléments plus courts dans les groupes qui s'acheminent vers les pôles : témoin la FIG. 246 *g*. Dans la FIG. *f'* on voit également des éléments étranglés, ayant la forme et les dimensions de ceux de la couronne. Pour expliquer ces faits on peut admettre que la division a été incomplète à l'équateur; un certain nombre d'éléments y aurait échappé. Cette interprétation est d'autant plus plausible que, dans d'autres cellules, FIG. 246 *h*, la plupart des éléments polaires, d'ailleurs moins nombreux, sont allongés et étranglés, comme s'ils s'étaient mis tous en marche avant de subir la division équatoriale. On rencontre assez souvent des couronnes polaires ainsi constituées, qui tranchent singulièrement à côté des couronnes *j*, mais nous n'oserions nous prononcer sur leur nature. Car elles pourraient dériver des couronnes à bâtonnets multiples de la FIG. *j*; nous avons dit en effet que ces bâtonnets sont étagés et qu'ils semblent se souder bout à bout dans le sens radial. On obtiendrait ainsi des figures semblables à la FIG. *h*.

IV. Edriophthalmes : *Armadillo asellus*, Fig. 220 à 226;

Asellus aquaticus, Fig. 228 et 229.

1° La forme pelotonnée se remarque aisément dans ce groupe; celle de l'armadille, représentée dans la FIG. 220 et 221, peut nous servir de type. Elle est à son début dans la première de ces figures : le boyau du noyau quiescent s'est épaissi et a élargi ses circonvolutions; dans la seconde, elle est complète et les anses sont amenées au parallélisme.

La scission du boyau pelotonné se fait de deux manières, comme dans les groupes précédents.

La division en tronçons parallèles est particulièrement remarquable, à cause de sa netteté et de sa fréquence. A la fin de la forme pelotonnée, et lorsque la membrane nucléaire existe encore FIG. 219 *a* et 225, le parallélisme des anses est déjà très accentué, et bientôt celles-ci se coupent aux deux extrémités FIG. 222. Cette figure indique également que la membrane du noyau disparaît, et que les asters se montrent en même temps que la division du boyau s'effectue. Pendant que le noyau s'allonge et développe son fuseau, les tronçons nucléiniens se raccourcissent FIG. 223 et 224, jusqu'à former les couronnes équatoriales, soit à bâtonnets droits FIG. 227 *a*, soit à bâtonnets recourbés FIG. 226 *a*. Ces phénomènes ayant été décrits à plusieurs reprises, nous nous contenterons de les signaler.

Mentionnons seulement un détail. Nous avons dit dans l'introduction de ce mémoire que le boyau des jeunes métrocytes était parfois strié. Les FIG. 223 et 224 montrent ces stries. Or, à mesure que les bâtonnets se contractent, les disques nucléiniens se rapprochent et finissent par se fusionner; du moins nous n'avons jamais pu découvrir de stries dans les éléments de la couronne équatoriale.

Le nombre des tronçons ou des bâtonnets est variable. Il est assez considérable dans les jeunes cellules-mères : on en compte 30 dans la FIG. 219 et 20 dans la FIG. 225, mais il se restreint à mesure de leur multiplication, et tombe insensiblement à 8 ou 10, comme on le voit dans la FIG. 228 a.

Cette dernière figure, tirée de l'*Asellus aquaticus*, indique le second mode de segmentation du boyau, la segmentation en tronçons éparpillés. La formation subséquente de la couronne est calquée sur celle du portune; les différentes étapes en sont donc marquées dans la FIG. 230, et nous croyons inutile d'insister davantage sur ce point.

2° Il est difficile de voir ce qui se passe dans les couronnes riches en bâtonnets, au moment de leur dislocation. L'œil pénètre plus facilement dans les couronnes qui n'en possèdent qu'un petit nombre, car ils sont alors plus espacés; prenons comme exemple de ces sortes de couronnes celles de l'*Asellus aquaticus*, FIG. 228 et 229.

La FIG. 228 b représente une couronne qui renfermait six bâtonnets volumineux dont les trois supérieurs ont été seuls dessinés. Chacun d'eux montre une portion centrale hyaline, traversée par une ligne sombre et estompée. La FIG. 228 b est la copie fidèle de la FIG. 293 du *Bacillus*, et doit vraisemblablement être interprétée de la même manière, p. 265; la ligne médiane obscure marquerait donc l'étranglement longitudinal du bâtonnet. Cette ligne est difficile à apercevoir, nous ne sommes parvenu à la distinguer que sur deux couronnes.

Les diverses images de la FIG. 229 se rencontrent plus communément; nous les avons surtout trouvées abondantes dans cinq ou six préparations faites à la fin de mars. Elles sont identiques avec celles du *Bacillus*, FIG. 294 à 296, et avec celles de la *Cetonia* et de la *Feronea*, FIG. 160 et 132. En a les moitiés des bâtonnets se séparent en se courbant, l'une vers le haut, l'autre vers le bas; en b elles ont pris leur position définitive sur deux rangées parallèles, mais elles se tiennent encore plus ou moins par les bouts étirés; en c leur séparation est complète et elles sont en voie d'acheminement vers les pôles. On rencontre souvent chez les édriophthalmes, à une certaine distance des pôles, ces deux rangées d'éléments ayant la forme de fer à cheval et opposés par leur concavité sur un même filament.

Enfin, en comparant les deux images caryocinétiques trouvées chez l'*Oniscus* FIG. 227, on est également porté à y admettre la division longitudinale; en effet les couronnes polaires *b* renferment un nombre assez considérable d'éléments allongés et qui sont d'une grande minceur, tandis que dans la couronne équatoriale *a*, les bâtonnets peu nombreux possèdent une épaisseur notable.

CONCLUSIONS

A la fin d'une longue journée le voyageur se repose en contemplant le chemin qu'il a parcouru. Il fait revivre dans son esprit les objets qui ont frappé ses regards et les beautés qu'il a admirées; il fait en quelque sorte la synthèse de son voyage. Nous avons aussi parcouru un long chemin. Le lecteur qui aura eu le courage de nous suivre dans notre course rapide à travers le monde des arthropodes, et de nous accompagner dans le dédale de leurs figures caryocinétiques, sera aussi heureux que nous de s'arrêter un moment pour rassembler et mûrir ses impressions. Essayons donc de grouper les principaux phénomènes que nous avons observés.

§ 1. Changements dans la partie nucléinienne du noyau.

I. La forme pelotonnée existe chez les arthropodes.

Nous avons en effet rencontré cette forme dans tous les groupes. Mais elle est plus ou moins accentuée suivant les espèces, et suivant les cellules que l'on considère.

Ainsi elle est remarquable dans les sauterelles FIG. 17, dans les libellules FIG. 66, 76, dans les araignées FIG. 168 et 169, dans l'armadille FIG. 221, etc., etc.; tandis qu'elle est moins apparente dans les coléoptères PL. IV, la lithobie FIG. 213, la squille FIG. 264 et 265 et elle devient nulle, pour ainsi dire, dans le crangon FIG. 247 *a*, l'écrevisse FIG. 246 *a* et *b*, la scolopendre FIG. 300 et 301, etc.

Elle varie également d'une cellule à l'autre. Pour s'en convaincre, il suffit d'examiner les cellules testiculaires d'un animal à diverses époques, ou de comparer les cellules de diverse génération. Cette variabilité nous a souvent frappé chez les orthoptères et chez certains crustacés. Dans le pagure, par exemple, tantôt la forme pelotonnée saute aux yeux FIG. 236, tantôt elle s'efface et c'est à peine si l'on remarque un changement dans l'aspect du boyau au moment où il se scinde FIG. 237 *a*. Le lecteur se rappelle les FIG. 244 et 245. Lorsque la caryocinèse s'exécute à la façon qui est indiquée par ces figures, on ne remarque non plus de changement dans l'élément nucléinien. En résumé, rien de plus variable que la forme pelotonnée dans le testicule des arthropodes.

II. *La scission de la forme pelotonnée est variable.*

En effet cette scission se pratique de deux manières dans tous les groupes et dans beaucoup d'espèces en particulier, à savoir : en *tronçons parallèles* et en *bâtonnets éparpillés*. Ce fait est certain. Les nombreux exemples que nous en avons donnés : FIG. 54, 60, 101, 114 à 116, 135 à 137, 170, 195, 203, 222, 261 et 265 d'une part, et FIG. 18, 34, 46, 49, 67, 96, 104, 158, 178 et 179, 198c, 208, 228, 237, 247, 255 et 302 d'autre part, le prouvent surabondamment. Si le second mode, le mode qui se rencontre normalement dans les végétaux et les animaux supérieurs, n'a pas été remarqué par les auteurs (p. 268), c'est sans doute à l'insuffisance ou au petit nombre de leurs observations qu'il faut l'attribuer, car son existence est générale, et il est le seul qui se soit offert à nous chez certains arthropodes : le *Bacillus* p. 267, la *Scolopendra* p. 303, l'*Astacus* p. 319, etc.

Les deux modes de scission dont nous parlons, quoique fort différents en apparence, sont cependant reliés ça et là par des intermédiaires : FIG. 78 et 79, FIG. 95 et 89; p. 276 et 280.

Nous avons dit que dans certains cas la scission du boyau est différée jusqu'à la phase équatoriale, p. 315, FIG. 231 et 238.

Enfin nous avons fait remarquer à diverses reprises que nous n'avions jamais rencontré en même temps les deux modes de scission, ni dans les cystes, ni dans les cellules multinucléées; si ces deux modes s'y présentent, ce ne peut être qu'à des divisions successives. Ils sont donc sous la dépendance de causes qui agissent à la fois sur tous les noyaux ou sur toutes les cellules d'une colonie, mais d'une manière diverse suivant les circonstances.

La raison précise des différences qui se manifestent dans la segmentation de l'élément nucléinien, au début de la caryocinèse, n'est pas facile à saisir. Nous pensons qu'il faut les rattacher à la rapidité plus ou moins grande avec laquelle le noyau s'allonge pour développer son fuseau. Lorsque cet allongement se fait tôt et rapidement, les anses nucléiniennes étirées aux deux pôles doivent tendre au parallélisme, comme les circonvolutions d'une boule de fil que l'on étire par deux points opposés; s'il est plus tardif, ou s'il s'exécute avec lenteur, le boyau a le temps de se scinder à la façon ordinaire. Quant à l'allongement lui-même, nous le croyons déterminé par la turgescence qui se manifeste dans le noyau à cette époque, ainsi que nous le dirons plus loin.

III. *Le mode de formation de la couronne équatoriale est variable; il dépend surtout du mode de scission de la forme pelotonnée.*

Dans le mode parallèle les bâtonnets n'exécutent guère de mouvements; ils ne font que se raccourcir sur le filament qui les porte jusqu'à la phase

équatoriale, et parfois se courber légèrement à l'équateur : FIG. 54 *b*, 63 et 64, 90 et 91, 102, 117, 129, 138 et 139, 172, 195 *b*, 204, 224, 262.

Les bâtonnets éparpillés subissent au contraire des déplacements variés pour se rendre à l'équateur, et s'y ranger en couronne en prenant une position régulière et déterminée : FIG. 21 à 23, 36 *a*, 97 à 99, 158 *b*, 178 *b* et *c*, 209, 230 *b*, 256, 305 à 307,

Enfin lorsque la scission est retardée, le boyau peut, quoique rarement, se ramasser en pelotte serrée dans la zone équatoriale : FIG. 238, 244 et 245, p. 315 et suivantes.

IV. La constitution de la couronne équatoriale est elle-même soumise à de nombreuses variations dans les divers groupes et dans les diverses espèces.

1° Quant à la *distribution* des bâtonnets sur la section équatoriale du fuseau.

Tantôt ils sont situés exclusivement à la périphérie du fuseau en un cercle régulier, FIG. 24 et 25, 52 et 53, 106, 246 *d*, *d'* et *d''*; tantôt ils sont répandus sur toute la section, mais on remarque alors de nombreuses variations. Ici il y a un ou deux bâtonnets seulement en dedans du cercle extérieur FIG. 126; là il y en a de quatre à dix et plus FIG. 171, 219 *a*, et ils forment parfois un disque plein et compact dans lequel les bâtonnets sont fortement serrés les uns contre les autres, ainsi que cela se voit dans les FIG. 249 et 263.

Nous disons que ces variations s'observent dans une même espèce; on peut en effet les constater dans la forficule, les libellules, les sauterelles, les araignées, etc. Rappelons-nous aussi ce qui se passe chez l'*Astacus* durant la spermatogénèse, p. 320. Nous avons dit que les premières couronnes renfermées dans la membrane nucléaire étaient pleines. Au commencement d'août, c'est en vain que nous avons recherché les bâtonnets intérieurs; toutes les couronnes indistinctement étaient calquées sur celle de la FIG. 246 *d*. Mais bientôt, à partir du 15 du même mois, à côté de semblables couronnes, toujours très nombreuses d'ailleurs, on en rencontre d'autres dont le centre est occupé par un nombre variable d'éléments éparpillés, ou dont les bâtonnets sont ordonnés sur plusieurs rangées périphériques. Ces diverses particularités se remarquent jusqu'à l'élaboration complète des spermatozoïdes, bien que le nombre des couronnes pleines semble augmenter progressivement avec l'évolution des métrocytes. Exemple qui suffirait à lui seul pour montrer combien sont inconstants les détails de la caryocinèse, et combien il faut consacrer de temps et faire de préparations pour s'éclairer sur les plus minimes d'entre eux.

2° Quant à la *position* des bâtonnets sur les filaments achromatiques.

Les bâtonnets droits peuvent occuper deux positions différentes. Habituellement ils sont couchés sur leur filament, c'est-à-dire que leur grand diamètre est placé dans le sens de l'axe du fuseau, FIG. 36 *b*, 64, 100, 205 *b*, 248, etc. Mais ils peuvent aussi y être attachés par une extrémité seulement; ils sont alors perpendiculaires au même axe, FIG. 47 *a*, p. 256.

Lorsqu'ils sont courbes il est plus difficile de déterminer la position précise qu'ils occupent. On dirait le plus souvent qu'ils sont collés au filament par le dos ou par le côté; cependant sur les couronnes dont les bâtonnets présentent nettement la forme en U, on peut constater que le filament passe en dedans de la courbure, ainsi que nous l'avons décrit p. 255 en parlant des sauterelles.

3° Quant à la *forme* des bâtonnets de la couronne.

Nous avons souvent parlé de couronnes à bâtonnets droits : érigés FIG. 36 *b*, 69, 100, 239, ou perpendiculaires FIG. 47 *a*, et de couronnes à bâtonnets recourbés ou infléchis par leur milieu : soit en dedans FIG. 24, 68, 173, etc. soit en dehors FIG. 180, 230 *d*, 105, etc.

Il n'est point douteux que les figures par lesquelles nous représentons ces couronnes ne soient l'expression de ce que l'on voit fréquemment dans tous les groupes et dans beaucoup d'espèces. Mais ces figures doivent-elles être interprétées comme nous l'avons fait?

a) Et d'abord les couronnes à bâtonnets recourbés sont-elles autonomes?

Le lecteur se rappelle les FIG. 65, 103, 128 *b*, 130, 205 *c*, 233 *a*. Ces figures ressemblent à nos couronnes équatoriales à bâtonnets courbes; elles ne s'en distinguent que par un détail: le milieu des bâtonnets est vide de nucléine, celle-ci s'étant apparemment portée aux deux extrémités. D'après cela on pourrait penser que les couronnes équatoriales ne représentent qu'une étape intermédiaire entre les couronnes véritables, celles à bâtonnets droits, et les figures précitées, du moins dans l'hypothèse d'une division transversale à l'équateur. Les bâtonnets droits, pendant leur segmentation, s'allongeraient en s'incurvant sous l'influence de l'étranglement commençant — d'où les couronnes équatoriales à bâtonnets recourbés —, et bientôt la nucléine serait scindée en deux lobules séparées par un espace hyalin, marquant l'endroit où l'étranglement est en voie de se parfaire.

En l'absence d'autres données, cette explication serait admissible s'il était prouvé que la division transversale doit être regardée comme un fait général, se présentant dans tous les groupes et à chaque caryocinèse, mais il n'en est pas ainsi. Ensuite les FIG. 65, 103, etc., sont susceptibles d'une autre interprétation, aussi simple et aussi naturelle. Comme nous l'avons dit à diverses reprises, les bâtonnets de ces figures peuvent être considérés

comme les bâtonnets jumaux, issus de la division longitudinale et en voie de se dégager, mais se tenant encore par les extrémités. Remarquons aussi que les couronnes à bâtonnets infléchis peuvent donner naissance à ces figures aussi bien que les couronnes à bâtonnets rectilignes. La présence de pareilles images n'est donc pas de nature à infirmer l'autonomie des couronnes à éléments recourbés.

D'un autre côté, certaines données positives militent en faveur de l'existence de ces couronnes, par exemple la manière dont elles se forment. C'est ainsi qu'on voit dans les FIG. 18 à 24 les bâtonnets se courber peu à peu en se portant vers l'équateur; la forme qu'ils possèdent dans la couronne, ils la possédaient déjà antérieurement. Il arrive même fréquemment qu'ils ont la forme en U à la fin de la période pelotonnée, ainsi qu'on peut le voir sur les FIG. 51, 67, 104, 158 b, 179, 198 c, 208, 228, 230 a, 237 b, 255. Ensuite, nous l'avons déjà dit, ils se colorent entièrement par le vert de méthyle, et ils ne portent généralement pas trace d'étranglement; leur diamètre est uniforme. On comprend très bien d'ailleurs que la scission en anses parallèles et droites donne lieu à ces sortes de couronnes; il suffit d'admettre que les bâtonnets qui en résultent s'incurvent à leur partie médiane, chose toute naturelle puisqu'ils s'incurvent si souvent durant les étapes précédentes dans l'autre mode de scission. Enfin n'oublions pas de mentionner un fait que nous connaissons, et qui a son importance dans la question que nous traitons : toutes les couronnes d'un cyste ou d'une cellule multinucléée sont identiques; elles sont toutes, ou bien à bâtonnets droits, ou bien à bâtonnets incurvés. Si ces dernières couronnes dériveraient constamment des premières, on y trouverait, du moins assez fréquemment, les deux sortes de couronnes. Car la coïncidence entre les phases de la division n'est pas mathématique, on rencontre au contraire très souvent les phases les plus diverses au sein d'une même colonie; on devrait donc à plus forte raison trouver côte à côte deux étapes aussi voisines. Pour ces diverses raisons nous croyons que les couronnes à bâtonnets recourbés existent comme telles chez les arthropodes, aussi bien que chez les batraciens et d'autres animaux.

b. En est-il de même des couronnes à bâtonnets érigés?

Ces couronnes, signalées par MAYZEL chez les *Liparis*, nous les avons rencontrées en abondance dans tous les groupes, nos figures en font foi. A parler d'une manière générale, nous les considérons comme autonomes, aussi bien que les précédentes et pour les mêmes raisons, à savoir leur mode de formation et leur présence exclusive dans certains cystes. Lors de la scission parallèle, on voit les tronçons allongés se raccourcir de plus en plus pour former directement les bâtonnets courts et trapus de la couronne sans subir d'inflexion, FIG. 258, 261 et 262. On peut suivre aisément ce phénomène

dans certaines colonies où les cellules sont à diverses phases de la première étape de la caryocinèse. Dans l'autre mode de scission les bâtonnets possèdent leur forme et, le plus souvent, leurs dimensions dès l'origine, c'est-à-dire dès le moment de la scission FIG. 34, 96; ils ne font ensuite que s'ordonner en couronne sans être soumis à aucune modification FIG. 34 à 36 et 96 à 100. Ils sont donc droits et simples.

Mais il n'est pas toujours facile de déceler la constitution des éléments de la couronne. Il arrive en effet fréquemment que les tronçons se courbent immédiatement après la scission de la forme pelotonnée, comme on le voit dans les FIG. 51, 158 *b*, 237 *b*, etc. Or il se pourrait, dans certains cas, que les deux branches se rapprochent au point de se toucher, et de se confondre, pour ainsi dire, en un bâtonnet trapu et droit, désormais simple en apparence, mais double en réalité. Les couronnes qui en résulteraient seraient donc trompeuses; au lieu d'être formées de bâtonnets droits, elles seraient formées de bâtonnets fortement recourbés en U. Telle pourrait être la couronne de la FIG. 47 *a*. En outre l'accolement des branches se fait facilement sous l'influence des réactifs, lorsqu'elles sont rapprochées. Il est donc difficile de se prononcer dans un cas particulier sur l'homogénéité des bâtonnets, et par conséquent sur l'autonomie des couronnes, dans le second mode de scission; ce n'est que par l'examen attentif des bâtonnets au moment où ils se forment aux dépens du boyau que l'on peut lever tout doute à cet égard. Or cet examen n'est pas facile. C'est là une des raisons qui rend si laborieuse l'étude de la division longitudinale à l'équateur, ainsi que nous le dirons tout à l'heure.

V. Les phénomènes qui se passent au sein des couronnes équatoriales sont différents. Tantôt la dislocation se fait sans division préalable des bâtonnets, tantôt seulement après cette division.

1° La dislocation s'effectue sans division.

Nous avons spécialement insisté sur ce point en parlant des divers groupes d'arthropodes p. 257, 267, 272, 281, 287, 295; FIG. 24 à 31, 47 *b*, et 48 *b*, 70 à 73, 81, 107 et 108, 120, 162, 178, 189 et 190, enfin 299.

Pour constater ce fait nous avons eu recours à l'observation de la dislocation même de la couronne, mais surtout à la numération et aux caractères des bâtonnets qui descendent vers les pôles, ou qui constituent les couronnes polaires.

Le premier moyen est assez souvent sujet à caution, car il est difficile dans bien des cas de distinguer la phase qui suit la couronne de celle qui la précède, et l'on peut prendre aisément une couronne qui n'est pas entière-

ment achevée pour une couronne qui se disloque, ainsi que nous l'avons fait observer déjà p. 257. Cependant dans les cas de scission en anses parallèles cette distinction est plus facile, les deux phases dont nous parlons étant différentes : FIG. 54 *b* et *d*, FIG. 129 et 131.

La numération des bâtonnets des couronnes équatoriales et des étapes antérieures d'une part, et d'autre part celle des bâtonnets qui constituent les deux groupes de la seconde phase est un critère plus certain lorsqu'il est bien appliqué. Pour cela plusieurs conditions sont requises. Il faut user de préparations réussies dans lesquelles la fusion des éléments a été évitée, et d'objets où les bâtonnets ne sont ni trop nombreux ni trop serrés FIG. 24 à 28. En outre il est nécessaire de pratiquer la numération sur des cellules semblables, appartenant à la même génération, ou à peu près, et pouvant par conséquent être comparées au point de vue du nombre des bâtonnets. Cette dernière condition est surtout réalisée dans les cystes, car leurs cellules sont identiques : elles sont de même âge et possèdent généralement le même volume et le même nombre de bâtonnets. Aussi c'est à ces colonies que nous avons eu recours de préférence, le lecteur a pu le voir dans le corps de ce travail, afin de donner au procédé de numération toute la valeur qu'il peut posséder. La FIG. 178 reproduit un des exemples les plus remarquables que nous ayons rencontrés, et qui remplit les conditions susmentionnées. Toutes les cellules de ce cyste sont identiques et possèdent de 20 à 24 bâtonnets. Or les deux groupes de la cellule *f* ne renferment chacun que 10 bâtonnets, c'est-à-dire la moitié des éléments de la couronne *e* et des autres cellules *a*, *b*, *c* qui sont à une phase antérieure.

Au surplus il existe quelques particularités qui fournissent également la preuve de notre assertion : tels sont la forme spéciale des bâtonnets de la couronne et les indices de division longitudinale qu'on y remarque pendant la phase équatoriale, FIG. 47 *a*, 292. En effet les bâtonnets se retrouvent alors avec les mêmes caractères, facilement reconnaissables, durant leur marche descendante et jusque dans les couronnes polaires, FIG. 47 *b* et 48 *b*, FIG. 299, 162, 191, 73. Ils n'ont donc subi aucune division à l'équateur, p. 258, 267, 272, 293, 281.

Enfin nous avons mentionné dans le cours de nos descriptions un dernier caractère distinctif de la dislocation sans division préalable. Chaque filament achromatique porte dans ce cas un seul bâtonnet FIG. 26, 47 *b*, 162, etc.; tandis que, lorsque la division est intervenue, il en porte deux qui sont opposés et qui appartiennent chacun à l'un des groupes descendants FIG. 93, 132, 160, 192, 230 *f*, 295, etc. Ce caractère est utile chez les arthropodes, car les filaments du fuseau y sont puissants et se distinguent généralement avec facilité.

Les résultats auxquels l'emploi de ces divers moyens d'investigation nous a conduit sont en opposition, nous ne l'ignorons pas, avec les idées qui dominent aujourd'hui dans la science. On admet généralement une division équatoriale, soit longitudinale soit transversale; la plupart des observateurs sont même visiblement enclins à n'admettre plus qu'un mode de division, le mode longitudinal. Mais il est du devoir de tout savant de faire ses recherches avec liberté et de dire ce qu'il croit avoir observé, au risque de passer parfois pour un retardataire aux yeux des personnes qui sont peu familiarisées avec les variations infinies des phénomènes biologiques, ou qui n'ont dirigé leurs recherches que sur un objet déterminé ou sur un petit nombre d'objets de même nature. Deux mots encore.

FLEMMING (1) a observé dans le testicule de la salamandre un phénomène analogue à ceux que nous venons de mentionner. Sa FIG. S 6 est identique avec notre FIG. 73; comme dans celle-ci les couronnes polaires y sont en voie de division longitudinale. Que cette division ait commencé à s'indiquer dans la couronne, ou aux pôles seulement, il importe peu dans la question présente, car dans un cas comme dans l'autre la dislocation de la couronne a dû s'effectuer sans division préalable. Les bâtonnets se sont portés in toto et tels qu'ils étaient, les uns d'un côté, les autres de l'autre, et sont arrivés aux pôles moitié par moitié, ainsi que nous l'avons décrit chez les sauterelles p. 258, FIG. 24 à 28.

Nous avons trouvé il y a plusieurs années trois figures identiques à notre FIG. 73 et à celle de FLEMMING au sommet du sac embryonnaire de la *Paris quadrifolia*, et plus récemment une seule chez le *Majanthemum bifolium*. Sur une coupe transversale d'une foliole du périanthe du *Lilium candidum* nous avons observé également deux couronnes polaires formées d'un petit nombre de bâtonnets (5 ou 6), épais et striés, de tous points identiques à ceux des couronnes équatoriales, et dont quelques-uns seulement présentaient les premiers indices d'une division longitudinale. Ces faits viennent à l'appui de ceux que nous avons rencontrés dans les cellules testiculaires des arthropodes. Sans vouloir exagérer leur fréquence, nous pouvons en tirer logiquement cette conclusion générale, que la dislocation de la couronne n'est pas *essentiellement liée* à la division équatoriale; ni, à plus forte raison, à la division longitudinale des bâtonnets, ainsi que semblent l'admettre HEUSER (2) et plusieurs autres observateurs.

(1) FLEMMING : *Zellsub. Kern und Zellth.* p. 258, FIG. S.

(2) HEUSER : *Bot. Centralblatt*, 1884, nos 1 et suivants.

2° *La dislocation est accompagnée de division.*

Cependant il se fait souvent une division à l'équateur chez les arthropodes, aussi bien que chez d'autres animaux et chez les végétaux. Ce fait est tout à fait certain, un grand nombre de nos figures le prouvent. Nous avons assez insisté sur ce point dans le texte pour ne plus y revenir.

Quel est le caractère de cette division? Est-elle longitudinale ou transversale? est-elle l'une et l'autre à la fois?

Cette question nous a beaucoup occupé. Elle n'est pas facile à résoudre, et nous avons souvent regretté les longues heures que nous lui avons consacrées. Les objets sont ténus, variables, d'une grande altérabilité; on rencontre rarement deux images semblables, soit sur les coupes microtomiques, soit même sur les préparations obtenues par dissociation, et ces images sont le plus souvent douteuses et équivoques!

Résumons brièvement les résultats obtenus.

a) Dans des cas nombreux la division est longitudinale. On ne saurait expliquer autrement les images que nous avons rencontrées chez les araignées FIG. 191 à 193, et chez les libellules FIG. 73. Les FIG. 310 et 311 de la scolopendre parlent dans le même sens. Il en est de même des images du bacille FIG. 292 à 295, de la cétoïne FIG. 159 et 160, de la féronée FIG. 132, de l'aselle FIG. 228 et 229, du crangon FIG. 249 et 250, de la squille FIG. 259, de la forficule FIG. 52 *a* et *b*, des acridiens FIG. 48 *a*. Il semble naturel également d'interpréter comme nous l'avons fait les FIG. 37, 174 et 187, ainsi que les FIG. 93 *a*, 230 *f* et autres semblables. En rapprochant de ces dernières images les images douteuses reproduites dans les FIG. 65, 103, 128 *b*, 130, 205 *c*, 233 *a*, etc., sur lesquelles nous avons plus d'une fois appelé l'attention, et qui sont assez fréquentes, la signification que nous leur avons attribuée semble aussi justifiée. Cet ensemble d'observations, puisées dans tous les groupes, est imposant, et nous croyons pouvoir conclure à l'existence de la division longitudinale chez les arthropodes en général.

Cependant les figures que nous venons de rappeler sont loin d'avoir toutes la même valeur. Nous avons déjà fait p. 305 quelque réserve à propos des FIG. 310 et 311. On pourrait aussi formuler une objection à propos de la FIG. 48 *a*. Les bâtonnets s'y divisent, il est vrai, comme dans les couronnes semblables des végétaux, p. 256. Mais avant de conclure avec certitude à une division longitudinale il faudrait prouver que les bâtonnets lobés sont simples à l'origine, qu'ils ne sont pas le résultat de l'accolement des deux branches d'un bâtonnet fortement recourbé, car, s'il en était ainsi, on devrait au contraire admettre une division transversale. Or, nous n'avons

pu trancher cette question préalable; malgré nos recherches multipliées nous n'avons pas rencontré un seul noyau où la scission de la forme pelotonnée fût à son premier début. Ce n'est donc que par analogie que l'on peut, ainsi que nous l'avons dit p. 257, y voir une division longitudinale. Mais l'analogie n'est pas un guide sûr en biologie.

Nous avons émis également, à propos de la division de certaines couronnes, quelques doutes basés sur la facilité avec laquelle les branches des bâtonnets s'accolent à toutes les phases de la caryocinèse FIG. 93, 296 et 297; cette fusion, avons-nous dit, pourrait donner naissance à des couronnes à bâtonnets droits. Or, dans ce cas, les bâtonnets seraient doubles, et la division longitudinale que l'on y surprendrait serait un leurre; elle ne serait en réalité que la séparation des branches constituantes, accompagnée d'une division transversale à l'extrémité formée par le coude du bâtonnet. Pour conclure avec une pleine certitude dans un cas particulier, il est donc nécessaire de s'assurer que la scission de la forme pelotonnée donne naissance à des bâtonnets simples, et que ceux-ci demeurent tels jusqu'à la phase équatoriale. Nous croyons avoir constaté qu'il en est ainsi chez la scolopendre FIG. 300 à 302, la forficule FIG. 49 à 51, le bacille, la chélonie FIG. 95 et 96, le crangon FIG. 247, la squille, plusieurs araignées; tandis que nous n'avons pas rencontré de figures démonstratives chez la féronée et la cétoïne, ni chez l'aselle aquatique. Si nous avons cru devoir interpréter les images équatoriales de ces dernières espèces comme celles du premier groupe, c'est à cause de leur similitude frappante.

L'absence d'indices suffisants et la possibilité de la fusion naturelle ou artificielle des branches des bâtonnets ne sont pas les seules causes qui rendent l'étude de la division équatoriale si laborieuse et si incertaine. Il en est une autre qui, brochant sur le tout, la complique singulièrement : nous voulons parler de la division transversale.

L'étude sérieuse que nous avons faite de la couronne chez l'*Astacus* nous y a révélé l'existence de ce mode de division p. 322, FIG. 246 f. C'est ici le lieu de consigner quelques observations que nous avons réservées à dessein pour cette discussion. A côté des FIG. 310 et 311 de la scolopendre nous avons trouvé cinq ou six couronnes dont les bâtonnets étaient étranglés transversalement, et dont les deux moitiés homogènes et solides ne se tenaient plus que par un mince pédicule, exactement comme dans la FIG. 246 f de l'*Astacus*. En se rendant aux pôles ces moitiés forment les couronnes polaires de la FIG. 313, qui sont à bâtonnets courts et trapus, semblables à ceux de la FIG. 246 j, et qui font contraste avec celles de la FIG. 312, issues selon toute apparence de la division longitudinale. A quatre ou cinq reprises

différentes nous avons rencontré chez la forficule des images identiques; si nous voulions les mettre sous les yeux du lecteur, nous devrions reproduire exactement la FIG. 246 *f*. Ces trois objets ont été soumis à un examen attentif, et nous avons pu y suivre toutes les transitions entre les premiers indices de l'étranglement des bâtonnets et son achèvement complet. Chez la forficule les couronnes dont nous parlons présentaient un tout autre aspect que celles des FIG. 52 *a* et *b*. Les bâtonnets de ces dernières portent une bande hyaline centrale et sont légèrement lobés aux extrémités. Ces particularités font défaut sur les couronnes dont les éléments s'étranglent transversalement. Leurs bâtonnets pleins et uniformément colorés sont coupés par un sillon qui se marque à leur partie médiane et qui s'avance progressivement vers le centre, voilà tout. Les nouveaux bâtonnets qui en résultent, aussi gros, mais de moitié plus courts que les anciens, se colorent également en totalité, et n'ont jamais la forme de fer à cheval. Tous ces phénomènes sont donc calqués sur ceux de l'écrevisse et de la scolopendre. Dans les autres groupes nous n'avons point rencontré d'images aussi nettes, où l'étranglement fût pris sur le fait; nous n'y avons remarqué que ces images que nous avons qualifiées de douteuses : FIG. 103, 128 *b*, 130, 205 *c*, 253 *a*, par exemple, et qui peuvent être interprétées indifféremment, ainsi que nous l'avons dit plusieurs fois dans le texte, dans le sens de l'un ou l'autre mode de division. En résumé, dans trois groupes différents nous croyons avoir constaté l'existence de la division transversale à l'équateur et, dans tous les arthropodes, on trouve fréquemment des images qui *peuvent* s'y rapporter. Voilà les faits.

En présence de ces données contradictoires, et de la différence d'interprétation que peuvent recevoir un grand nombre de figures, l'observateur consciencieux est fort embarrassé pour formuler ses conclusions. Il l'est d'autant plus que les savants qui se sont occupés des deux modes de division équatoriale en ont parlé comme de deux choses qui s'excluent mutuellement.

Nous nous sommes demandé bien des fois, dans le cours de ce travail, si cette exclusion était justifiée, ratifiée par la nature, toujours si mobile et si bizarre dans le monde organique. Sans doute on croirait volontiers que les deux modes de division ne peuvent exister à la fois dans la même couronne. Cependant la chose est-elle impossible? Jetons un regard sur les images du bacille, de la féronée, de la cétoïne, de l'aselle, etc., FIG. 292 à 296, 132, 159, 160 et 229. A la rigueur on pourrait y voir une double division. La nucléine, qui remplissait d'abord le bâtonnet, se scinderait longitudinalement en deux lames latérales, lesquelles en s'acheminant vers les deux extrémités du bâtonnet y formeraient une bande arquée; un étranglement transversal viendrait ensuite séparer ces deux bandes qui se présenteraient

alors comme deux fers à cheval indépendants et opposés par leur concavité. Cette explication n'est pas celle que nous avons adoptée, mais en présence d'objets aussi difficiles à analyser, elle pourrait surgir dans l'esprit de l'observateur.

Quoi qu'il en soit de cette coexistence, nous ne voyons pas, avouons-le, pourquoi une cellule ne pourrait subir les deux modes de division successivement, c'est-à-dire à des caryocinèses différentes; nous ne voyons pas davantage pourquoi diverses cellules d'un testicule ne la présenteraient pas en même temps.

Ces vues seront complétées lorsque nous parlerons du but et de l'utilité de la caryocinèse (1).

VI. Dans certains cas la division longitudinale est différée jusqu'à l'étape des couronnes polaires.

Témoins les FIG. 48 b, 73, 191 dont nous avons parlé aux p. 261 et 281. La dernière de ces figures prouve que la division des bâtonnets a commencé à l'équateur, mais ailleurs la division pourrait bien s'exécuter tout entière dans les couronnes polaires, comme l'indique la FIG. 73. Ces faits s'expliquent en admettant que la division n'a pas eu le temps de se faire à l'équateur, à cause de la rapidité avec laquelle les figures se succèdent. Si nous insistons sur ce point c'est à cause de l'opinion émise par E. VAN BENEDEN (2), à propos de la FIG. S 6 de FLEMMING, dont nous avons nous-même parlé tout à l'heure p. 332. Ce savant présume que la figure prérappelée indique une seconde division longitudinale, une première ayant déjà eu lieu à l'équateur. Nous ne pouvons partager cette opinion, quant aux cellules testiculaires. Qu'on se rappelle dans quelles circonstances ont été trouvées les images de la FIG. 191, p. 293. Elles ont été trouvées dans 5 ou 6 cystes, côte à côte avec des couronnes équatoriales portant les mêmes indices de division. On a remarqué en outre dans l'un des cystes la FIG. 192. Que conclure de la coexistence de ces images? sinon que, d'une part la division, indiquée dans les couronnes, s'était effectuée à l'équateur FIG. 192; tandis que d'autre part les couronnes s'étaient disloquées avant l'achèvement de cette division FIG. 191. Celle-ci est donc retardée jusqu'au stade polaire.

(1) Voir : Rapports entre les deux modes de division.

(2) E. VAN BENEDEN, l. c., p. 599.

VII. Le retour des bâtonnets vers les pôles se fait de deux manières. — Les bâtonnets conservent leur indépendance au sein des couronnes polaires.

a) Les éléments de la couronne s'acheminent en général vers les pôles, en descendant sur leur filament, dans la direction de l'axe organique du fuseau. Cependant les FIG. 37 à 43 prouvent qu'il peut en être tout autrement. Ici les bâtonnets ne cheminent pas; le fuseau s'ouvre, et ils sont emportés avec les filaments dans une direction diamétralement opposée à celle de l'axe organique. Détail singulier, qui renverse pour ainsi dire la cellule, et change l'orientation de la division! Il démontre une fois de plus combien sont variables les lois les plus constantes de la caryocinèse, jusque dans un même genre des cellules, chez un même animal, et durant l'évolution du même phénomène (1).

b) La fusion des bâtonnets en une masse amorphe et lobée, admise chez les arthropodes par les auteurs qui nous ont précédé, est due à l'action des réactifs, ou à un défaut de soins dans les manipulations; cela n'est point douteux. L'examen des nombreuses couronnes polaires qui sont reproduites dans nos planches, et qui appartiennent à tous les groupes d'arthropodes, prouve à l'évidence que leurs éléments, droits ou courbés, sont nettement séparés les uns des autres, tout aussi bien que chez la salamandre ou chez les végétaux.

VIII. Le boyau se reconstitue par l'union bout à bout des éléments des couronnes polaires, mais cette union se fait de diverses manières, et à des moments différents.

1° Il semble parfois que les bâtonnets se soudent par leurs bouts, latéralement, c'est-à-dire avec leurs voisins de droite et de gauche, comme on le voit sur la FIG. 109 *b* et surtout sur la FIG. 196 *b* et *c*. Le boyau reconstitué se présente alors en zigzag à l'intérieur du noyau. Ailleurs les bouts libres et supérieurs des bâtonnets s'incurvent en dedans, et se soudent au centre de l'étoile où ils se rencontrent; l'union se fait donc ici entre les rayons qui sont diamétralement opposés dans la couronne, FIG. 177, 183, 185 et FIG. 253, p. 296 et 312 (2). Alors la couronne conserve sa forme. Les noyaux présentent aux deux pôles une structure rayonnante, et sur les côtés une striation parallèle : détails qui sont dus à la direction, là rayonnante, ici parallèle, des anses du nouveau boyau FIG. 165, 166, 251 à 253. L'axe *organique* du

(1) Nous avons dit, dans la note 2) de la p. 260, que ces faits font rentrer dans le cadre de la caryocinèse ordinaire les phénomènes signalés par E. VAN BENEDEN pendant la formation du globule polaire chez l'ascaride du cheval.

(2) Voir l'explication des planches : PL. VII, FIG. 253.

noyau est alors facile à saisir. Nous avons ainsi appelé, p. 296, la ligne qui joint les deux points de rayonnement des circonvolutions nucléiniennes. Celles-ci sont distribuées régulièrement par rapport à cet axe et, lorsque le noyau entre en division, cet axe devient l'axe de la figure caryocinétique FIG. 167 à 170. Pendant le développement subséquent du nouveau noyau, la disposition primitive des anses se maintient ou se trouble. Dans le premier cas, le noyau au repos conserve cette structure rayonnée et parallèle que nous avons signalée chez les arachnides, chez certains crustacés, etc., p. 198 et 296. Dans le second il la perd, les anses étant déplacées et rejetées de côté et d'autre durant l'accroissement. Les noyaux de ce genre sont fréquents, et ils se rencontrent même souvent à côté d'autres dont la structure primitive n'a subi aucune modification. L'axe organique du noyau n'est plus alors discernable. Persiste-t-il dans sa position première? varie-t-il avec les changements de direction des anses du boyau? On ne saurait le dire. Quelle que soit sa position, on peut admettre que c'est lui qui détermine l'axe du fuseau, et par conséquent l'orientation de la figure caryocinétique(1). Nous avons fait remarquer p. 296 que l'axe organique coïncide, tantôt avec le petit axe, tantôt avec le grand axe de *figure* du noyau.

Enfin dans certaines circonstances, et peut-être dans certains objets, les couronnes polaires se disloquent entièrement; il en résulte que la soudure de leurs éléments se fait sans ordre et sans règle apparente FIG. 88, 147 et 148, 149 à 152, 163 c, 210 à 217 et 241.

2° Nous avons avancé en second lieu que l'union des bâtonnets se fait à des moments différents. Les FIG. 32, 45, 74 et 75, 177 185, 196 b, 252 et 253 prouvent que, dans des cas nombreux, elle se fait immédiatement après la constitution des couronnes polaires; le boyau est souvent reconnaissable au moment où la membrane nucléaire s'élabore. Mais il n'en est pas toujours ainsi. Il n'est pas rare en effet de rencontrer des noyaux dont la membrane est parfaitement reformée, et dans lesquels cependant les tronçons nucléiniens sont encore isolés, en partie ou en totalité; la soudure ne s'opère alors que lentement et progressivement FIG. 88, 147, 150 à 156, 210, 213 à 217, etc. Peut-être aussi, çà et là, le boyau ne redevient-il pas continu, ainsi que nous l'avons dit p. 301 en parlant des myriapodes.

Tels sont les résultats auxquels nous sommes arrivé par l'étude des changements que subit l'élément nucléinien pendant la caryocinèse des cellules testiculaires. Ce qui frappe surtout l'observateur, lorsqu'il veut s'attacher

(1) C. RAHL (*Ueber Zelltheilung*; Morphol. Jahrb. 1885, t. X, p. 214) a montré récemment que, chez la salamandre, les anses de la forme pelotonnée, et les bâtonnets qui en résultent, s'orientent par rapport à deux pôles opposés; ces pôles sont ceux de notre *axe organique*.

aux détails, c'est la multiplicité et la variabilité des figures, et des processus mis en œuvre pour les produire. La nature se joue de lui. Il en éprouve un véritable tourment, d'autant plus grand que les travaux modernes tendent à emprisonner la caryocinèse dans un schéma uniforme. Il semble en effet naturel de penser qu'un phénomène aussi général doit s'exécuter d'une manière typique dans tous les groupes. N'oublions pas cependant que les recherches approfondies n'ont porté jusqu'ici que sur un nombre d'objets assez restreint : certains tissus des batraciens, l'endosperme et l'anthère des végétaux, surtout des monocotylés, et quelques œufs d'animaux. Les lois que notre esprit, toujours porté à généraliser, c'est-à-dire à dépasser les prémisses, voudrait dégager de ces études ont besoin de contrôle. L'analogie cesse d'être un guide sûr lorsqu'elle ne peut s'appuyer sur un très grand nombre de faits bien constatés, et puisés à tous les degrés de l'échelle organique et dans tous genres de cellules. Nous sommes loin d'en être arrivés à ce résultat désirable. Dans l'état actuel de la science, vouloir enchaîner la nature à nos formules c'est oublier qu'elle arrive à ses fins par les moyens les plus variés et parfois les plus disparates, moyens qui nous sont encore en partie inconnus. Surprendre ces moyens, les enregistrer, les analyser, telle est donc la tâche principale de l'observateur à l'heure présente.

Nous sommes tous les jours témoins des inconvénients qui s'attachent aux conclusions prématurées. Ainsi, pour rester dans notre sujet, nous ferons observer que plusieurs auteurs ont déjà mentionné dans la caryocinèse des particularités qui ne peuvent rentrer directement dans le schéma de FLEMMING. E. VAN BENEDEN vient de signaler encore plusieurs faits de ce genre dans les cellules testiculaires et dans l'œuf en segmentation de l'ascaride du cheval. Le lecteur peut apprécier ceux que nous venons d'enregistrer; nous en rencontrerons de nouveaux dans les paragraphes suivants.

La variabilité est un caractère essentiel des phénomènes biologiques. On pourrait dès maintenant formuler divers schémas, s'éloignant de plus en plus de celui de FLEMMING, *qui n'est applicable qu'aux exemples les plus complets de la caryocinèse totale*. L'utilité de ces schémas serait fort discutable. Plus on interrogera la nature, plus on trouvera, nous en avons la ferme conviction, que la caryocinèse n'a rien d'immuable, mais qu'elle descend par des degrés insensibles jusqu'à se rencontrer avec la division acinétique (1).

(1) Voir plus loin : Rapports entre les deux modes de division.

§ II. Changements de la portion plasmatique du noyau et de sa membrane.

IX. *Le fuseau est une production du noyau* (1).

Cette conclusion exige quelques développements.

A l'état de repos le caryoplasma réticulé est visible ou invisible, suivant les noyaux que l'on considère. Il est visible dans la panorpe FIG. 82, dans la lithobie, le scutigère, etc. FIG. 210, 214 à 217, et même dans la scolopendre qui possède un noyau ordinaire FIG. 300. Elle l'est également dans le géotrupe FIG. 287, l'éristale FIG. 289, l'hydrophile FIG. 268. Nous n'avons pas à revenir sur ce point qui a été traité *ex professo* dans l'Introduction, p. 201 et suivantes. L'aspect des divers noyaux que nous avons rencontrés a du reste été indiqué dans le cours de ce mémoire.

Au moment de la division, et dès le début de la forme pelotonnée, cet aspect peut changer. En général le noyau devient plus hyalin; en effet, nous avons vu que les granules albuminoïdes de l'enchylème s'effacent et se fusionnent peu à peu chez les lithobies, les panorpes, en un mot dans les noyaux où ils existent. Les nucléoles, qui sont aussi en partie formés d'albuminoïdes, subissent le même sort. Le noyau renfermerait donc un composé chimique : soit un sel apporté par l'eau, soit un ferment dégagé pendant le travail qui se fait à ce moment, qui dissout les albuminoïdes ordinaires. On peut admettre qu'ils sont alors transformés en plastines, ou en substances analogues, destinées à former le fuseau. Pendant que le noyau subit ce changement intérieur, et que le boyau se scinde, la portion plastiniennne devient visible, ou se marque davantage, sous la forme de réticulum ou de filaments; nous avons donné plusieurs exemples qui prouvent cette assertion, FIG. 17 à 21, 34, 60, 67, 158, 301 et 302. Mais c'est surtout au moment où le noyau s'allonge que le fuseau se dessine avec netteté : FIG. 21 et 22, 35, 61, 78, 83, 97, 101, 114 et 115, 125, 135 à 137, 170, 209, 213 a, 230 b, 244 b et c, 256. L'étude du noyau est alors des plus intéressante pour trancher la question si controversée, et si diversement résolue, de l'origine du fuseau. Aussi avons-nous accordé toute notre attention à cette phase.

Il nous a toujours semblé que le meilleur moyen de vider la controverse était de rechercher si l'on ne trouverait pas des fuseaux tout formés à l'intérieur des noyaux encore pourvus de leur membrane. Nous avons déjà

(1) C'est dans les cellules testiculaires d'un arthropode, la *Blatta germanica*, que le fuseau a été découvert par BÜTSCHLI (1875) en dehors des œufs où il avait été remarqué depuis longtemps. Dans son grand travail de 1876, BÜTSCHLI affirme que tout le fuseau dérive du noyau, mais sans apporter de preuve suffisante à l'appui de son assertion. On verra par ce qui suit comment cette opinion doit être modifiée.

appelé l'attention dans notre *Biologie* (1) sur la valeur de ces *fuseaux intérieurs* et nous en avons donné deux exemples, dont un est reproduit ici FIG. 268, Pl. VII. En préparant ce travail nous en avons trouvé de plus démonstratifs encore; le lecteur les connaît. Rappelons seulement les FIG. 21, 60, 78, 79, 83, 114, 125, 135, 213 a, 304 et la description qui en a été faite aux p. 254, 270, 280 et 304. Les FIG. 21 et 304 ont une valeur spéciale. La première parce que le noyau qu'elle représente était débarrassé du cytoplasme et nageait librement dans le liquide de la préparation, p. 254; l'examen en était donc facile. La seconde à cause de l'épaisseur des granulations de la membrane nucléaire, détail qui permettait de la reconnaître aisément. En parlant des sauterelles nous avons du reste fait remarquer que nous avons observé plusieurs figures (une douzaine) semblables à la FIG. 21; quant à la FIG. 304 nous l'avons revue au moins 7 ou 8 fois dans le cours de nos observations sur la scolopendre. Les autres figures susmentionnées n'étaient pas moins démonstratives aux yeux d'un observateur dont l'attention aurait été attirée sur elles. Nous devons à la sincérité d'avouer que nous n'avons pas conservé le moindre doute sur la persistance de la membrane nucléaire dans des cas assez nombreux.

On pourrait nous objecter, avec STRASBURGER et ses partisans(2), que la membrane était peut-être résolue en un point limité, par où le cytoplasme eût pénétré à l'intérieur du noyau, et donné naissance au fuseau. Mais nous n'avons pu découvrir le moindre indice d'une semblable perforation. L'aspect intérieur de ces noyaux n'accusait d'ailleurs en aucune façon l'envahissement du cytoplasme; le lecteur pourra en juger en les comparant avec ceux des FIG. 22 et 137, dans lesquels cet envahissement a eu lieu. Enfin il ne faut pas oublier qu'on peut suivre pas à pas la formation du fuseau intérieur aux dépens du caryoplasma dans certains noyaux qui en sont richement doués, comme ceux des FIG. 83, 213 a, 301, 302 et 304.

Ces preuves, déjà suffisantes, ne sont pas les seules qui militent en faveur de notre opinion. On se rappelle les deux FIG. 268 b et 218 qui ont été décrites dans notre Première Partie, aux p. 224 et 225. La membrane des noyaux qu'elles représentent existe encore, on ne saurait en douter; celle de la FIG. 218, épaisse et à double contour, est aussi évidente que la membrane cellulaire la mieux caractérisée. Enfin mentionnons encore la série

(1) *Biologie*, p. 240 et 241. FIG. 102. — HERTWIG fait la même remarque à propos du fuseau intérieur de l'*Actinosphaerium* (l. c. infra).

(2) On sait que, aux yeux de plusieurs savants, tout le fuseau dérive du cytoplasme. C'est cette opinion que nous combattons ici.

d'images de la FIG. 244 du pagure et les FIG. 246 x et y de l'écrevisse. Nous avons particulièrement insisté en les décrivant p. 316 et 319 sur leur valeur qui, à nos yeux, ne peut être sérieusement contestée. Dans toutes ces figures le fuseau, quoique intérieur, frappe aisément les regards

Ces faits sont nombreux; ils sont imposants. Si l'on songe en outre que, chez les protistes dont la caryocinèse a été le mieux étudiée, la membrane nucléaire persiste pendant toutes les phases de la division (1), on n'hésitera pas à conclure avec certitude que le fuseau, dans ses traits essentiels, dérive du caryoplasma.

Nous pouvons maintenant nous poser la question suivante : le cytoplasma demeure-t-il étranger à la formation de fuseau? si non, dans quelle mesure y contribue-t-il?

Après la résolution de la membrane nucléaire, le cytoplasme est évidemment en communication libre et ouverte avec le fuseau et peut par conséquent y pénétrer. Nous avons vu du reste que, dans plusieurs cas, il y pénètre visiblement par les pôles. Or étant donné, comme nous venons de l'établir, que le noyau porte dans son sein les éléments du fuseau, on ne pourrait conclure du fait seul de la pénétration du cytoplasme que celui-ci entre pour une part dans la formation du fuseau; il pourrait en effet rester inactif entre les filaments et simplement baigner ces derniers.

Examinons plus attentivement la manière dont se fait l'introduction du cytoplasme.

Le lecteur aura remarqué que, à propos des sauterelles FIG. 21 et 35, des coléoptères FIG. 137, des araignées FIG. 168 et 169, des panorpes, etc., nous avons constamment parlé de l'envahissement du noyau par les granules de l'enchylème seulement. En effet le réticulum cytoplasmique reste en place, et sert exclusivement à la formation des asters (2). Il semblerait que dans des cellules comme celles des panorpes, des lithobies, de la scolopendre, etc., où le cytoplasme est si puissant et le réticulum si développé, il semblerait, disons-nous, que l'élément plastinien doit s'irradier dans le noyau par les pôles, ou pénétrer dans le fuseau primitif, devenu sans résistance par la perte de sa membrane. Il n'en est rien cependant. Malgré que notre attention fut spécialement portée sur ce point depuis deux ans, nous n'avons jamais pu constater la pénétration des trabécules ou des rayons dans le noyau hyalin, ni aux pôles, ni sur les côtés.

(1) Voir § IV de ces Conclusions.

(2) On voit, par tout ce que nous disons dans cette conclusion, que nous ne partageons pas l'opinion de ceux qui admettent après BOBRETSKY, FOL, HENNEGUY, (FIG. 3 de HENNEGUY, *Division cellul.*; tiré à part, p. 2), etc., que les rayons des asters pénètrent par les pôles à l'intérieur du noyau et y forment le fuseau, soit en totalité, soit en partie (E. VAN BENEDEN, l. c. p. 601). Nous reviendrons sur ce sujet au § V.

Le meilleur objet que nous ayons rencontré pour fournir la preuve de cette assertion sont les cellules testiculaires de la *Scolopendra dalmatica*. Les asters s'y forment à une grande distance du noyau, et leurs rayons étant d'ailleurs bien marqués, on y voit plus distinctement ce qui se passe dans la région polaire. Les FIG. 301 et 302 représentent deux cellules mises au point dans la région équatoriale du noyau, au moment de la scission du boyau nucléinien. Les rayons commençants FIG. 301, et les rayons plus développés des asters FIG. 302, s'irradient au delà des corpuscules polaires, sous la forme d'une nappe, en passant au dessus du noyau. Aucun d'eux ne s'avance vers ce dernier à travers l'espace intermédiaire; cette portion de la cellule conserve l'aspect du protoplasme ordinaire, seulement les granules y sont atténués. Il en est de même dans la FIG. 304 (1), dans laquelle le noyau présente un fuseau intérieur, déjà bien constitué, et commence à s'allonger. Les phénomènes n'ont pas changé davantage dans la FIG. 305. Malgré que la membrane nucléaire ait disparu, et que le fuseau soit déjà arrivé à son plein développement, ce dernier est toujours libre et indépendant au centre du double dôme formé par les asters. On ne découvre donc à aucune étape la moindre trace de la participation des rayons des asters, — ou des centres d'attraction de certains auteurs, — à l'élaboration du fuseau.

Ainsi il n'y a que les granules et le plasma de l'enchylème qui pénètrent dans le fuseau; l'élément plastinien du cytoplasme lui demeure totalement étranger. Premier fait.

Second fait : à leur arrivée dans le noyau les granules cytoplasmiques se fusionnent. Nous avons insisté sur ce phénomène chaque fois que l'occasion s'en est présentée. Qu'on se rappelle surtout ce que nous avons dit de cette fusion à propos des sauterelles p. 254, des araignées p. 289 et des panorpes p. 284. Ces granules subissent donc le même sort que ceux du caryoplasma lui-même; ils sont dissous, et transformés peut-être en substances plastiniennes, sous l'influence des composés chimiques du noyau. On peut admettre que ce nouvel apport contribue à fortifier le fuseau ou à augmenter le nombre de ses filaments, mais pendant la cinèse, aussi bien qu'à l'état de repos, c'est le noyau qui prépare lui-même et élabore les matériaux qu'il met en œuvre. La manière dont les matériaux y sont introduits importe peu; qu'ils y pénètrent par osmose, comme dans les cellules ordinaires et les noyaux au repos, ou par une voie plus facile et plus prompte, comme dans les infusoires munis d'une bouche et les noyaux en division, le phénomène reste essentiellement le même. Le fuseau tout entier est donc l'œuvre du noyau, sa production propre.

(1) Le graveur a rendu l'espace intermédiaire trop sombre dans cette figure.

X. *Le fuseau constitue, comme le noyau lui-même, un tout autonome, indépendant et continu dans ses parties.*

Cette thèse est la continuation et l'extension de la précédente; ajoutons quelques détails.

Nous venons de voir que le fuseau se forme indépendamment du réticulum cytoplasmique et des asters.

Cette indépendance se maintient pendant qu'il s'allonge et se développe. On peut le constater dans tous les groupes, principalement dans les crustacés. Mais nulle part nous n'avons trouvé de preuve plus convaincante de ce fait que dans la scolopendre FIG. 395. Le fuseau, riche en filaments et très distinct dès l'origine, se présente au milieu du protoplasme, nous venons de le voir, comme un corps étranger, libre de toute adhérence aussi bien à ses extrémités que sur ses portions latérales; les asters et les corpuscules polaires en sont toujours éloignés, et n'ont encore aucun rapport avec lui. Ce n'est qu'à force de s'allonger qu'il vient buter contre ces derniers, ainsi que cela se voit dans les FIG. 306 et suivantes. Dans la FIG. 306 il est encore séparé des asters par le corpuscule polaire, dans les autres figures les extrémités touchent au point d'origine ou de croisement des rayons cytoplasmiques.

A ce moment il serait difficile de constater quels sont ses rapports avec les asters. Mais les phénomènes que nous avons décrits dans les saute-relles p. 259 et 260, FIG. 39 à 43, indiquent, nous semble-t-il, que les adhérences qu'il pourrait contracter avec eux sont assez insignifiantes; on voit en effet les filaments se séparer des asters sans subir de lésions dans la FIG. 43.

L'autonomie du fuseau se manifeste également pendant la seconde phase de la division jusqu'au moment, variable d'ailleurs, où il se transformera en cytoplasme ordinaire, phénomène qui sera étudié plus loin. Un grand nombre de nos figures démontrent cette assertion, par exemple les FIG. 86 à 88, 108, 211, 189 et suivantes, 227 *b*, etc., etc. Chez les arthropodes, la constatation de ce fait est singulièrement facilitée par la puissance des filaments du fuseau, mais elle l'est surtout par la présence des vacuoles, qui font si souvent irruption dans les cellules testiculaires pendant la caryocinèse. En creusant le protoplasme, ces enclaves laissent le fuseau à nu, parfois dans toute son étendue: témoins les FIG. 45, 74, 75, 109 *a*, 148, 150, 153 à 155; on voit aisément dans toutes ces figures que le fuseau forme un corps distinct au milieu de la cellule. La FIG. 245 *g* et *g'* prouve plus clairement encore cette assertion. Elle provient d'une préparation de

Pagurus callidus dans laquelle toutes les cellules s'étaient digérées elles-mêmes, — sans doute parce que l'exposition aux vapeurs d'acide osmique n'avait pas été suffisante pour coaguler leurs ferments solubles. — Or, parmi les nombreuses cellules en division de cette préparation, nous n'en avons pas trouvé une seule dont le fuseau fut en communication avec le réticulum cytoplasmastique, d'ailleurs merveilleusement conservé jusque dans ses plus menus détails. Ainsi, en résumé, le fuseau possède une existence indépendante des corpuscules polaires, du réticulum cellulaire et des asters qui en dérivent.

Nous avons dit aussi qu'il forme un tout continu.

D'abord les filaments qui le composent ne sont pas interrompus à l'équateur, comme certains observateurs le prétendent encore aujourd'hui; nous n'avons pas conservé de doute à cet égard. Grâce à leur épaisseur, il est aisé de les suivre d'un pôle à l'autre FIG. 24, 25, 36, etc.; on a insisté sur ce point aux p. 255 et 256.

Ensuite ils ne se terminent pas aux deux pôles; ils se continuent au-delà. L'observation directe est impuissante, il est vrai, à nous révéler la manière dont les filaments se comportent aux extrémités du fuseau, à cause de leur rapprochement. Mais rappelons-nous les FIG. 42 et 43, et ce que nous avons dit de cette dernière à la p. 260. Les filaments de la FIG. 42, en abandonnant les asters pour former le faisceau de la FIG. 43, se rectifient, et se séparent nettement les uns des autres aux extrémités polaires; ils n'y paraissent donc point terminés ni soudés, ils ne font que s'y croiser pour se continuer de l'autre côté du fuseau.

D'après la FIG. 43, il faudrait donc admettre que les filaments forment un tout complet, comme nous l'avons dit dans la note de la p. 260. D'une manière plus générale nous pouvons comparer le fuseau du noyau aux asters du cytoplasme; les deux figures présentent en effet plus d'une analogie. Elles représentent toutes deux la portion plastinienne, plus ou moins réticulée, de l'élément dont elles dérivent, et elles ont la même structure rayonnante à partir de deux pôles opposés; lorsque les asters sont puissants leurs rayons sont parallèles et ininterrompus à l'équateur comme ceux du fuseau (1); enfin les deux figures sont plus ou moins développées, suivant les objets et suivant les circonstances. Au début les rayons principaux des deux figures sont mal dessinés, mal orientés et rattachés par des trabécules latérales; celles-ci disparaissent plus ou moins pendant que les figures s'achèvent, seulement elles disparaissent plus tôt et plus complètement

(1) Voir à la p. suivante ce qui concerne les asters.

dans le fuseau. En effet, il est généralement impossible d'apercevoir de liaison entre les filaments de ce dernier. Disons cependant que nous avons observé cette année, sur une couronne équatoriale de sauterelle et sur deux couronnes d'écrevisse, vues par les pôles, quelques minces filaments transversaux à l'intérieur du cercle périphérique de bâtonnets; ces trabécules sont représentées dans la FIG. 246 d", qui provient de l'*Astacus*. Nous regrettons que notre attention n'ait pas été appelée plus tôt sur ces liaisons éventuelles. Quoi qu'il en soit de leur présence, il résulte de la comparaison que nous venons d'établir que le fuseau forme un tout organique continu, au même titre que l'ensemble formé par les asters. Le premier représente le noyau, le second le cytoplasme; l'un et l'autre sont autonomes, mais le premier est enveloppé par le second, qui lui sert de milieu, à l'état cinétique comme à l'état quiescent.

La conclusion qui se dégage naturellement de ce paragraphe est la suivante : malgré les changements notables qui y surviennent, le noyau conserve pendant la cinèse l'autonomie dont il jouit à l'état de repos. L'autonomie du noyau quiescent a été nettement formulée dans notre *Biologie* (1). PFITZNER(2), dans un article récent, l'admet également. Nous venons de dire dans quel sens, selon nous, cette autonomie persiste pendant la division. L'élément plastinien, avec les bâtonnets qu'il porte, reste seul indépendant; l'enchylème cytoplasmique y pénètre, et de son côté le plasma nucléaire se déverse dans le cytoplasme. Ce dernier point recevra bientôt les développements qu'il comporte. L'autonomie du noyau durant la cinèse ne consiste donc pas, comme le voudrait PFITZNER, dans l'absence de communication, ou d'échanges, avec le protoplasme cellulaire, mais dans son maintien comme *tout organique*, agissant avant tout par lui-même et pour lui-même : à l'instar d'une cellule qui élabore la nourriture qu'elle a puisée dans le milieu ambiant, soit par osmose comme le noyau au repos, soit par voie ouverte comme le noyau en cinèse. La présence ou l'absence d'échanges, pas plus que le mode suivant lequel ces échanges se font, ne touchent à l'autonomie organique. Une vorticelle qui prend sa nourriture par la bouche est tout aussi autonome qu'une opaline qui la prend par voie osmotique.

(1) *Biologie*; p. 211, par exemple.

(2) W. PFITZNER : *Zur morphol. Bedeutung d. Zellk.*; Morphol. Jahrb. B. XI, 1885. — PFITZNER déduit surtout l'autonomie du noyau de la différence de coloration tranchée que certains réactifs impriment au fuseau et au cytoplasme. C'est nouvelle preuve vient corroborer les nôtres.

§. III. Changements qui surviennent dans le cytoplasme.

XI. *Les asters sont une modification du réticulum cytoplasmatique; le lieu et le moment de leur apparition sont aussi variables que leur puissance; ils disparaissent également à des moments différents.*

Les diverses parties de cette conclusion sont l'expression fidèle des phénomènes qui ont été signalés avec soin dans le courant de notre étude.

La provenance des asters a été l'objet d'une attention spéciale de notre part, parce qu'elle ne nous paraît pas avoir été précisée par les auteurs. Elle est surtout indiquée dans la FIG. 83, 213 a, 231, 246, 301 à 304, 309, et elle a été décrite avec détail p. 284 et 285, p. 305 et 313. D'après nos observations, les asters ne sont qu'une modification, une transformation passagère et plus ou moins profonde du réticulum plastinien (1). On voit en effet, au premier moment de leur formation, certaines trabécules de ce dernier s'accroître à partir de deux points opposés, situés sur la ligne des pôles du fuseau, et se transformer en rayons qui se marquent progressivement en s'avancant vers l'équateur. En dehors des asters, le réticulum reste tel qu'il était auparavant, et fait corps commun avec eux, FIG. 245 g et g'. Le nombre, la puissance et l'étendue de ces rayons varient avec les objets, et avec les cellules d'un même objet. Les trabécules transversales, qui relient au début les rayons principaux, s'effacent à mesure que ceux-ci descendent, et sont incorporés par eux. Cette disparition existe à tous les degrés; elle est plus ou moins accentuée suivant la puissance des asters. Lorsque ceux-ci intéressent le cytoplasme tout entier, c'est-à-dire qu'ils acquièrent leur plein épanouissement, comme dans les FIG. 84, 85, 100, 145, 305, etc., on peut constater, surtout en recourant à une digestion modérée, que les rayons sont généralement libres de toute adhérence sur un certain périmètre à partir des pôles. Mais il est rare, nous semble-t-il, que la modification du réticulum primitif soit aussi profonde dans la région équatoriale; le plus souvent les rayons principaux y paraissent reliés les uns aux autres d'une manière irrégulière, FIG. 85, 305, 307 et 245 g'. Nous devons ajouter cependant que nous avons pu constater l'isolement complet des rayons dans quelques cas particuliers. Ainsi dans la préparation de *Pagurus callidus*, qui avait subi une autodigestion, nous avons rencontré, à côté de la FIG. 245 g et g', des asters plus développés et dont plusieurs rayons étaient isolés d'un pôle à l'autre. Nous avons fait la même observation à diverses reprises chez la *Steropus madida*, dans des métrocytes semblables à celles des FIG. 145 et 146,

(1) Ce résultat a déjà été consigné dans notre *Biologie*, p. 192.

où l'épaisseur et la rareté exceptionnelle des rayons rendaient l'examen facile et sûr. Enfin sur des cellules fraîches et particulièrement transparentes de la *Chelonia*, nous n'avons trouvé non plus aucune liaison entre les filaments à l'équateur. L'une de ces cellules est reproduite par la FIG. 100. En résumé, le réticulum cytoplasmique peut subir les modifications les plus diverses pendant la division, et ce sont ces modifications qui rendent compte de la production des asters et des particularités qu'ils présentent. Reste-t-il au repos, les asters font défaut; se transforme-t-il intégralement, les asters arrivent à leur apogée, et le cytoplasme prend la forme d'un fuseau comparable au fuseau du noyau. Entre ces deux extrêmes tous les intermédiaires sont réalisés chez les arthropodes.

L'époque de l'apparition des asters est variable. Dans les FIG. 95, 114, 125, 135, 213 a, 301, ils existent avant la scission de la forme pelotonnée, ou dès le début de cette scission, la membrane étant encore intacte. Ailleurs ils apparaissent après la scission, mais avant l'expansion du noyau, FIG. 208. Enfin, le plus généralement, ils se montrent quand le noyau s'allonge, ainsi que nous l'avons signalé maintes fois dans ce travail.

Les deux asters se forment habituellement en même temps; cependant il n'y a pas de coïncidence nécessaire dans leur apparition. On se rappelle que dans les FIG. 22, 35, 83, l'un deux se marque avant l'autre, p. 253, 284.

L'endroit précis où les asters prennent naissance est changeant. Ici ils se développent contre le noyau; là ils se forment plus loin, à une certaine profondeur du cytoplasme. Les myriapodes nous ont offert un bel exemple de ces variations, FIG. 213 a, 208, 301 et 302, p. 300 et 304.

La durée des asters est aussi soumise à de grandes fluctuations, suivant les espèces, et suivant les cellules que l'on examine. Nous avons fait remarquer qu'ils s'effacent généralement tôt chez les lithobies p. 301, tandis qu'ils se maintiennent longtemps chez la scolopendre p. 306. Ils disparaissent tôt également chez plusieurs crustacés p. 314. On peut voir sur la PL. IV que les asters ont généralement disparu chez les coléoptères à la phase des couronnes polaires; néanmoins ils sont encore bien marqués dans les FIG. 121 et 122. Sur la FIG. 123 le supérieur a disparu, tandis que l'inférieur est encore nettement visible, etc., etc. Rien n'est donc plus variable que la persistance des asters, et le moment de leur retour à l'état de réticulum ordinaire et quiescent. Ce retour est indiqué dans les FIG. 240 et 241, ainsi que dans les FIG. 313 et 314, p. 306 et 314. Ces figures montrent que les rayons s'effacent, en même temps que les trabécules unissantes reparaissent en grand nombre. Quant à la manière dont naissent ces nouvelles trabécules, nous en dirons un mot plus loin en parlant de la transformation du fuseau en protoplasme ordinaire.

XII. Les corpuscules polaires, lorsqu'ils existent, se présentent sous divers aspects; ils apparaissent d'abord entre le noyau et les asters.

A en juger par nos observations, l'existence des corpuscules polaires est loin d'être un fait général chez les arthropodes; leur présence n'est même pas constante dans les espèces qui en possèdent. Nous les avons rencontrés dans les divers groupes, mais rarement en dehors des myriapodes et des crustacés, où ils sont plus communs FIG. 239, 246, 301, 302, 306. En parlant des corpuscules polaires de la scolopendre, p. 304, nous avons fait remarquer qu'ils font défaut sur un certain nombre de cellules en division dans une même préparation. Nous avons retrouvé les mêmes variations chez les crustacés. Dans l'écrevisse, le homard, le bernard l'ermite, etc., ils sont plus abondants dans certaines préparations que dans d'autres, traitées de la même façon et avec les mêmes soins. En outre, sur la plupart des préparations fraîches que nous avons examinées, nous avons rencontré plusieurs cellules dans lesquelles il nous fut impossible de les découvrir, à n'importe quelle phase de la caryocinèse. Ainsi, dans des cas nombreux, pour admettre leur existence il faut admettre également qu'ils s'évanouissent avec une extrême facilité : chose qui semblerait assez étonnante, car ils se maintiennent très bien dans les préparations, et ils persistent assez longtemps, plus longtemps même parfois que les asters. Nous préférons admettre que leur présence n'est nullement nécessaire, et qu'ils ne jouent aucun rôle marquant dans la division, p. 304.

Ces corps apparaissent de bonne heure. Chez la scolopendre, par exemple, ils sont déjà constitués au moment où les asters se dessinent, et lorsque la membrane du noyau persiste encore, FIG. 301; nous avons trouvé également plusieurs corpuscules pendant la même phase chez l'*Astacus*, le *Pagurus bernhardus*, etc.

Enfin, et c'est là une chose digne d'attention, ils existent lorsque la caryocinèse est intérieure, la FIG. 246.x prouve clairement ce fait. Leur formation est donc indépendante de la résolution de la membrane nucléaire; ce n'est qu'à la faveur de l'osmose que le noyau peut y prendre part dans ces circonstances.

Les corpuscules polaires naissent d'abord en dessous des asters, FIG. 246, x, 301, 302. C'est pourquoi on aurait tort de penser avec certains auteurs qu'ils occupent normalement le centre de ces derniers; il n'en est ainsi que plus tard, lorsqu'ils ont été refoulés par l'allongement du fuseau FIG. 239, 306.

Le nombre et l'aspect des corpuscules sont inconstants. Chez la scolopendre ils se présentent sous la forme d'une ou de deux sphérules volumi-

neuses, hyalines et réfringentes, de consistance sirupeuse, et généralement homogènes; à deux reprises seulement nous y avons vu des granules irréguliers et solides. Dans les crustacés : l'écrevisse, le homard, etc., on trouve parfois également de 2 à 6 petits corps solides au sein d'une sphérule volumineuse, hyaline, et qui paraît liquide FIG. 246, *x*. Cependant le plus souvent la sphère hyaline fait défaut; les corps solides sont alors plongés directement dans le cytoplasme granuleux FIG. 246 *g* et *h*. Faisons aussi remarquer que les corpuscules eux-mêmes peuvent être remplacés par un grand nombre de très fines granulations, qui se distinguent à peine de celles de l'enchylème ordinaire *cp* FIG. 246 *d*. Chez l'*Astacius* on trouve toutes les transitions entre l'enchylème et les corpuscules polaires les mieux caractérisés. Nous avons signalé également dans le même animal, FIG. 246 *f'*, la présence à divers endroits de la cellule, d'amas granuleux, identiques aux amas polaires, mais situés bien loin des pôles et presque dans la région équatoriale. Ces faits nous paraissent de nature à justifier notre manière de voir concernant l'origine et la nature des corpuscules : ces productions sont de simples modifications transitoires et éventuelles de l'enchylème cytoplasmatique p. 304, 321. Aucun de leurs caractère ne nous autorise à les considérer comme étant le point de départ, la souche des centres d'attraction, ou des centres organiques des nouvelles cellules.

XIII. Ce sont les éléments nucléiniens qui élaborent, en grande partie aux dépens du cytoplasme (1), *le caryoplasma et la membrane des nouveaux noyaux.*

Dans tous les groupes, les couronnes polaires sont généralement reportées à de grandes distances dans le cytoplasme granuleux. Nous pourrions citer à l'appui de ce fait toutes nos figures représentant des couronnes polaires, mais le lecteur les connaît. Il sait que le fuseau s'allonge et se reploie souvent sur lui-même, faute d'espace, et amène ainsi la couronne dans les positions les plus diverses au sein de la cellule : FIG. 43 à 45, 74 et 75; 147 à 155, 184, 196, etc., etc. Alors les granules du cytoplasme font irruption aux deux extrémités du fuseau et à l'entour des couronnes, comme l'indiquent les FIG. 32, 33, 45, 74. 88, 123, 163, 176, 177, 184, 196 *b*, 211, 213 *b*; mais ils se fusionnent bientôt sur une étendue variable, et qui est parfois

(1) FOL : (*Recherches sur la Fécondation etc. des animaux*; Mém. d. l. soc. d. Phys. et d'Hist. nat. de Genève, 1879, t. XXVI, p. 296) dit expressément que, dans les œufs, les nouveaux noyaux ne renferment qu'une partie de la substance de l'ancien, et s'approprient du protoplasme environnant. Il dit également que le fuseau est rejeté, et demeure par conséquent étranger à leur formation. Le lecteur verra cependant que nous différons d'avis dans l'explication et l'interprétation des phénomènes.

considérable FIG. 32, 74 et 75, 88, 163 c, 177 b, 213 c, 214, 217, 314, etc.. C'est habituellement à la périphérie de cette zone modifiée que la membrane s'établit. Elle y naît, tantôt contre l'élément nucléinien FIG. 45, 150, tantôt un peu plus loin FIG. 177, tantôt enfin à une distance très grande. Ce dernier cas se présente généralement chez les *Lithobius* FIG. 214, 217, et il se rencontre plus ou moins fréquemment dans les autres groupes FIG. 32, 88, 185.

Les dernières figures que nous venons de citer sont des plus intéressantes, car elles prouvent à l'évidence l'indépendance du nouveau caryoplasma vis-à-vis du boyau p. 205, en même temps qu'elles nous en dévoilent l'origine. La grande sphérule protoplasmique qu'on y voit, avec la membrane qui l'entoure, est totalement distincte des bâtonnets de la couronne, qui ont du reste conservé leur étui pendant toutes les phases de la division FIG. 57 et 58. En outre elle provient du cytoplasme; il n'y a que les extrémités enrobées des fils du fuseau qui peuvent avoir appartenu à l'ancien noyau, tout le reste est nouveau. Le lecteur voudra bien se rappeler ce que nous avons dit à ce sujet à diverses reprises, principalement aux pages 205, 262, 301.

Faisons remarquer un dernier détail : l'élément nucléinien élabore lui-même le noyau. Nous avons dit en effet que c'est toujours à partir des bâtonnets que l'auréole hyaline se constitue, et gagne de proche en proche. La fusion des granules cytoplasmiques est d'ailleurs un fait assez constant; il est plus rare en effet que la membrane nucléaire se forme à la limite d'une sphérule granuleuse, comme celle de la FIG. 115 de la *Biologie*. Les bâtonnets de la couronne exercent donc une action sur le cytoplasme environnant. Nous pouvons citer, à l'appui de cette déduction, d'autres faits qui parlent dans le même sens. Ainsi, par exemple, les nucléoles nucléiniens sont souvent entourés d'un semblable plasma hyalin FIG. 82, formé sans doute sous l'influence de la nucléine. Nous savons aussi que le boyau pelotonné au centre du noyau possède une tendance à s'entourer d'une membrane pour se transformer en nucléole-noyau, et que certaines taches de WAGNER, celles des œufs de *Nephthys* par exemple (1), forment des noyaux en miniature au sein du caryoplasma. Rappelons encore ce fait important, constaté d'abord par STRASBURGER sur les endospermes végétaux, que certains bâtonnets, dévoyés dans leur marche vers les pôles, deviennent le centre d'autant de petits noyaux qui s'organisent à côté des deux noyaux typiques. Nous avons été nous-même plusieurs fois témoin de ce phénomène chez les sauterelles et chez la scolopendre. Une fois en

(1) *Biologie*, FIG. 99, p. 237.

particulier nous avons remarqué chez cette dernière espèce, à côté de l'un des noyaux ordinaires, deux semblables noyaux aberrants, dans lesquels il n'y avait que deux à trois bâtonnets; le fuseau était d'ailleurs encore visible et parfaitement constitué (1). En toutes ces circonstances l'élément nucléinien se comporte comme s'il possédait une tendance naturelle à s'entourer d'une portion protoplasmique sur laquelle il agit, et qu'il sépare du milieu environnant par une membrane close; de conquérir en un mot l'autonomie au sein du cytoplasme et d'y vivre d'une vie propre.

C'est donc avec raison, nous semble-t-il, que nous avons écrit p. 251 de la *Biologie* : « A chaque division l'élément nucléinien..... se bâtit une nouvelle demeure. »

XIV. La majeure partie du fuseau devient portion intégrante du cytoplasme.

Cette thèse est facile à prouver ou, pour mieux dire, nous l'avons prouvée d'avance en montrant dans chaque groupe que le noyau se reforme aux deux extrémités du fuseau, et se sépare du corps de ce dernier. Le fuseau reste donc définitivement plongé dans le corps de la cellule. L'étude attentive des phénomènes qui se passent ensuite montre ce qu'il y devient. Il n'y disparaît pas, il ne s'y fond pas, comme semblent l'affirmer les auteurs; il s'y maintient et s'y transforme en cytoplasme. Les granules de l'enchylème continuent à s'y porter en abondance, et cette fois pour ne plus subir de modifications, FIG. 32, 147, 150 à 152, 214, 215, 314. etc. En même temps le fuseau perd de sa régularité, et fait retour au réticulum plastinien; il se change donc en protoplasme ordinaire, que l'on ne distinguera plus désormais du cytoplasme voisin. Nous devons reprendre cette thèse dans le Chapitre Second consacré à la plasmodiérèse, en parlant du retour du cytoplasme à l'état de repos.

Ce court exposé suffit du reste pour montrer combien les auteurs dont nous avons analysé les travaux dans la *Bibliographie*, p. 246 et suivantes, se sont trompés en affirmant que le fuseau était repris et incorporé par les noyaux nouveaux.

XV. Les « Nebenkern » des auteurs ne subissent pas de modification notable, mais ils peuvent changer de place pendant la division.

Les FIG. 246 *f'* et *h*, 247 à 252, en *e*, montrent que ces corps restent, durant toutes les phases de la caryocinèse, tels qu'ils étaient auparavant.

(1) Nous regrettons d'avoir omis de faire graver cette figure de la scolopendre.

C'est donc bien à tort que certains observateurs, comme NUSSBAUM (1), ont avancé que ces corps se fusionnaient et disparaissaient pendant la division. Il suffit de faire mouvoir les cellules dans la préparation, pour les apercevoir distinctement à toutes les phases du phénomène.

En parlant du *Crangon cataphractus*, nous avons dit que les - *Neben-kern* - se mouvaient pour venir se placer dans une position symétrique aux deux pôles. Ce fait ne pourrait être généralisé. En effet, chez les *Astacus* et d'autres crustacés, ils occupent une position quelconque dans la cellule, à n'importe quelle étape de la division; nous ne les avons jamais vus se porter près des asters, comme chez le *Crangon*.

§ IV. Application des résultats précédents à la caryocinèse des protistes.

En commençant ce mémoire nous avons annoncé que *la caryocinèse des arthropodes était de nature à jeter un grand jour sur celle des protistes*.

En effet, la ressemblance entre la plupart des figures caryocinétiques de ces deux groupes est frappante. Pour s'en convaincre, il suffit de jeter un coup d'œil comparatif sur nos planches et sur celles de BÜTSCHLI (2), de R. HERTWIG (3), de GRÜBER (4), ou de parcourir la description donnée par BALBIANI (5) de la division des infusoires. Mettons quelques-unes de nos figures en regard de celles de ces savants.

1° Chez les infusoires le noyau se divise généralement par simple étranglement : nous en dirons un mot plus loin, mais le nucléole présente des figures caryocinétiques. BÜTSCHLI reproduit un assez grand nombre de ces figures. La plupart de nucléoles de sa PL. VII montrent les éléments chromatiques, ou les anses nucléiniennes, en disposition parallèle, et couchés sur les filaments du fuseau; ils sont la copie fidèle des noyaux des arthropodes au début de la caryocinèse, lorsque la scission parallèle s'y fait jour, par exemple de ceux de nos FIG. 84, 116, 136 et 137, 195a, 203, 222, 261. Les FIG. 3, 29, 30 de sa PL. X, les FIG. 5 et 6 de sa PL. XII, enfin les deux capsules de la FIG. 2 de sa PL. XIII représentent le stade qui précède la couronne équatoriale : elles correspondent en effet exactement à nos FIG. 91, 117, 138, 145, 172, 195b, 224, 262, et non à la couronne équatoriale elle-même (6). La couronne proprement dite ne nous paraît indiquée que

(1) NUSSBAUM : Archiv f. mik. Anat., 1884, t. XXIII, p. 155.

(2) BÜTSCHLI : Studien üb. d. Entw. etc., op. c. plus haut, p. 245.

(3) R. HERTWIG : Die Kernt. b. *Actinosphaerium Eichhorni*, Jena, 1884.

(4) GRÜBER : Ueber Kernteilungsvorgänge b. einig. Protozoen; Zeits. f. wiss. Zool., 1883, t. XXXVIII, PL. XIX.

(5) BALBIANI : Journ. de Microgr. Pellet., t. V et VI.

(6) Voir plus haut, p. 268.

dans une seule figure de BÜTSCHLI, la FIG. 24 de sa PL. X; c'est la seule en effet qui puisse être comparée aux véritables couronnes à bâtonnets droits des arthropodes, reproduites dans un si grand nombre de nos figures, en particulier dans les FIG. 100, 205*b*, 239, 246*x*, 248*a*, etc. Le retour des éléments chromatiques vers les pôles est spécialement marqué dans les FIG. 7, 8, 11 de la PL. XII de BÜTSCHLI, et les couronnes polaires dans les FIG. 2, 4, 8 de la PL. VIII, et la FIG. 16 de la PL. XV. Toutes ces figures coïncident avec les figures correspondantes des arthropodes, principalement, semble-t-il, avec celles des arachnides, FIG. 192 à 194, 200 à 202. Les couronnes polaires sont réunies par un faisceau puissant de filaments; en outre leurs rayons chromatiques sont parallèles et indépendants comme dans les cellules testiculaires(1). La capsule en division de la FIG. 4 montre clairement que ce parallélisme et cette indépendance se maintiennent jusqu'à la séparation des nouveaux noyaux. C'est à cette disposition, selon nous, qu'il faut attribuer la striation longitudinale des nucléoles et des capsules qui sont au repos, ou du moins qui ne sont pas *in actu divisionis*, elle est en effet produite par les anses du boyau nucléinien, parallèlement orientées suivant l'axe organique du nucléole, ainsi que cela se voit chez les arachnides FIG. 165 et 166, et chez plusieurs crustacés FIG. 251 à 253. Cette orientation est assez marquée chez les infusoires pour qu'il soit difficile de distinguer, parmi les nombreuses figures de BÜTSCHLI, celles qui représentent la première étape de la caryocinèse, l'étape précédant le retrait des anses vers l'équateur, de celles qui représentent des nucléoles à l'état quiescent.

2° GRÜBER et R. HERTWIG ont parlé de la caryocinèse d'un héliozoaire multinucléé, l'*Actinosphaerium Eichhorni*. Pour ces deux observateurs le noyau au repos renferme un ou plusieurs nucléoles plongés dans un plasma hyalin limité par une membrane; en outre HERTWIG y admet comme probable l'existence d'un réseau achromatique. Pour nous, comme pour HERTWIG, ces nucléoles sont des nucléoles chromatiques ou nucléiniens. Nous n'avons eu que deux fois l'occasion d'examiner un exemplaire d'*Actinosphaerium*, et nous n'y avons rencontré que les noyaux représentés par HERTWIG dans les FIG. 16 et 17, 1 et 2 de sa PL. I. Un examen attentif nous a montré que l'aspect des FIG. 16 et 17 est dû à l'existence d'un boyau continu et pelotonné à une certaine distance de la membrane; la coupe optique de ce peloton reproduirait exactement les figures de HERTWIG. Dans les FIG. 1 et 2 le peloton s'est resserré, et ses anses se sont en apparence fusionnées; mais il est probable qu'elles conservent leur indépendance, p. 204.

(1) Plus haut, p. 337.

Quant au nucléoles multiples qui se voient sur plusieurs autres figures de HERTWIG, nous croyons qu'ils se forment à la façon des nucléoles de certains œufs, et des nucléoles de la panorpe FIG. 82, p. 203. La description et les figures de HERTWIG parlent dans ce sens. En effet, les corps particuliers que HERTWIG appelle - *Paramuclein* -, et qui relient les nucléoles dans ses FIG. 12 à 15, ces corps, disons-nous, pourraient bien n'être que des tronçons vides du boyau nucléinien primitif, d'où la nucléine a émigré pour se porter à certains endroits, et y constituer autant de nucléoles apparemment distincts, p. 199 et 203.

Quoi qu'il en soit, ces noyaux se divisent. Nous avons vu p. 247, comment HERTWIG interprète les phénomènes de leur caryocinèse. On pourrait peut-être les expliquer un peu différemment, en les rapprochant de ceux que nous avons décrits chez la panorpe, p. 283 et suivantes. Le nucléole, au lieu de se résoudre en granules chromatiques, ne ferait que dérouler son boyau. Les lobes déchiquetés qui s'aperçoivent sur les FIG. 18 à 20 de HERTWIG semblent indiquer qu'il en est ainsi. Ils sont dûs aux anses et aux boucles du boyau, qui se développent comme dans notre FIG. 82, p. 283. Alors le boyau s'allonge et s'amincit en se répandant dans tout le noyau, à la façon de ce qui a lieu dans notre FIG. 83. HERTWIG n'a pas remarqué cette forme pelotonnée. Cela provient, selon nous, des réactifs qu'il a employés. Au lieu de se servir de la safranine et du carmin, — ces réactifs colorent en effet tous les éléments nucléaires, et ne font ressortir que les renflements du boyau sous la forme de granules séparés —, s'il avait usé du vert de méthyle⁽¹⁾ qui ne s'attache qu'à la nucléine sur les objets frais, il l'eût sans doute reconnue. Les anses du filament se parallélisent ensuite, et se coupent comme dans notre FIG. 84; cette étape est marquée dans les FIG. 2 et 3, PL. II de HERTWIG. Enfin les tronçons parallèles se raccourcissent en s'épaississant d'abord à l'équateur FIG. 24, pour s'uniformiser ensuite FIG. 25, et former la couronne ou la plaque équatoriale de la FIG. 5. Cette figure est, avec la FIG. 24 PL. I, la seule qui marque la couronne véritable dans le travail de HERTWIG; les bâtonnets courts et trapus en sont légèrement courbés en dedans. Nos planches portent plusieurs couronnes semblables. D'après nous, ce ne sont donc pas les granules isolés de chromatine qui s'accumulent à l'équateur sous la forme d'une bande, très étroite d'abord, mais dont la hauteur augmente progressivement jusqu'à la constitution définitive de la plaque équatoriale FIG. 25, PL. I et II, c'est le filament nucléinien lui-même qui se raccourcit de plus en plus jusqu'à former la bande étroite. Les étapes de HERTWIG doivent donc être renversées; les

(1) Déjà recommandé par BALBIANI pour l'étude des protistes, Pellet., Journ. de Microg. t. VI, p. 157.

FIG. 25, PL. I et II doivent être placées avant la FIG. 24 de la PL. I et avant les FIG. 4 et 5 de la PL. II, car c'est la bande la plus étroite de bâtonnets qui représente la couronne équatoriale. La marche réelle du phénomène a été indiquée maintes fois dans notre travail, particulièrement p. 271, FIG. 135 à 140, 60 à 64.

HERTWIG admet ensuite la division transversale des bâtonnets de sa plaque; celle-ci, dit-il, en porte des indices dans les FIG. 6 et 25 de sa PL. II. Nous sommes loin de nier la possibilité, ni même l'existence de ce mode de division chez l'*Actinosphaerium*. Mais s'il est vrai, comme nous le pensons, que cette plaque représente une phase antérieure à la couronne, et que ses bâtonnets doivent encore se contracter et se raccourcir, il ne peut déjà y être question de division. En réalité les indices de la FIG. 25 sont des portions du bâtonnet, moins riches en nucléine. Quant à ceux de la FIG. 6, on pourrait au contraire les interpréter dans le sens d'une division longitudinale. Les bâtonnets y sont plus minces que dans la FIG. 5. Ensuite en admettant que les bâtonnets trapus de cette dernière figure se divisent longitudinalement, et que leurs moitiés glissent l'une sur l'autre dans deux directions opposées, il arrivera un moment où ces moitiés seront placées bout à bout, ou à peu près, et c'est cette superposition qui produit l'espèce de ligne transversale irrégulière qu'on voit au milieu de la prétendue plaque équatoriale de la FIG. 6. Le 8^e bâtonnet à partir de gauche, dans la FIG. 5 de HERTWIG, semble d'ailleurs être en voie de division longitudinale.

Quant à la fusion des bâtonnets à leur arrivée aux pôles en une masse solide et compacte, elle n'est pas réelle; elle provient de l'action des réactifs. Nous avons assez insisté sur cette prétendue fusion en parlant des couronnes polaires des arthropodes pour ne plus nous en occuper. Du reste les FIG. 10 à 12, 16 et 22, PL. II de HERTWIG indiquent que les couronnes doivent être d'une grande régularité; les bâtonnets y sont en effet disposés côte à côte, en formant une sorte de turban dont le centre est vide d'éléments, et par conséquent hyalin. C'est cet espace qui constitue la vacuole centrale dont parle HERTWIG, et qu'il dit persister au milieu du nucléole pendant un certain temps après sa reformation. Nous savons qu'il correspond au pôle organique du noyau FIG. 251 à 253, d'où les anses rayonnent sur les vues polaires, et qu'il se maintient aussi longtemps que persiste la disposition première des anses nucléiniennes. Ainsi selon nous, le nucléole de récente formation, loin d'être constitué par une masse amorphe comme le voudrait HERTWIG, est formé d'un boyau continu, dont les anses se détendent à mesure de l'accroissement du noyau, pour former la masse pelotonnée des FIG. 16 et 17 de sa PL. I, figures qui ont servi de point de départ à cette discussion.

GRÜBER a reproduit dans sa FIG. 4 une série de noyaux, marquant les diverses étapes de la caryocinèse. D'après lui, tous les phénomènes de la première phase se résumeraient en ceci : les nombreux nucléoles viendraient se disposer sur deux lignes parallèles à l'équateur *a, b, c*; puis chacune de ces rangées se retirerait vers les pôles *d, e, f, g, h, i*. HERTWIG critique avec raison cette manière de voir. Nous croyons également que les noyaux *a, b, c*, ne sont pas en division; les autres noyaux de la série marquent, comme les figures correspondantes de HERTWIG, les diverses étapes de la seconde phase de la division. Cependant GRÜBER nous permettra une observation; elle concerne le noyau *i*, le dernier de sa série. A ses yeux, la lame centrale colorée qu'il porte est une couronne polaire, non encore défaite, dans un noyau nouveau et déjà séparé de son congénère. Nous croyons plutôt que c'est un noyau ancien en pleine division, parvenu à l'étape de la couronne équatoriale; il correspond exactement à la FIG. 5, PL. II de HERTWIG. Les dimensions mêmes de ce noyau, et l'aspect de son fuseau qui est divisé en deux moitiés égales par la plaque *i*, suffiraient pour prouver la justesse de cette interprétation. Dans la série de GRÜBER, la figure *i* doit être placée avant la figure *d*.

3° On rencontre chez d'autres protistes des figures analogues aux précédentes.

Ainsi nous avons observé, chez l'*Opalina ranarum*, plusieurs couronnes équatoriales à bâtonnets droits et les diverses figures subséquentes; le retour des éléments vers les pôles est indiqué dans notre FIG. 6 a PL. I. Le fuseau y est d'ailleurs bien constitué. Plus heureux que BERTHOLD (1), nous avons rencontré deux belles couronnes équatoriales dans une siphonée, le *Codium bursaria*, mais le fuseau nous y a paru beaucoup moins distinct que chez l'opaline. Ces exemples suffisent.

Des faits et des rapprochements qui précèdent nous pouvons tirer cette conclusion, que la caryocinèse des protistes les mieux étudiés coïncide avec la caryocinèse des arthropodes, lorsque celle-ci s'exécute suivant le mode parallèle. L'avenir nous dira si le second mode, celui à bâtonnets éparpillés, existe également dans ce monde inférieur, comme il y a lieu de le penser.

La caryocinèse des protistes susmentionnés présente cependant une particularité : elle n'est point totale. En effet, la membrane nucléaire persiste pendant tous les stades de la division, et les noyaux nouveaux se

(1) BERTHOLD : Mitth. a. d. zool. Stat. z. Neapel, 1880, t. II, Heft I, p. 72. — D'après BERTHOLD, l'étranglement du noyau présenterait chez les *Codium* une particularité digne d'attention : le col, ou la partie moyenne de l'étranglement, se briserait près des deux nouveaux noyaux, et disparaîtrait dans le cytoplasme, à l'instar de ce qui a lieu pendant la caryocinèse totale. Nous ne sommes pas parvenu à constater ce détail; nous n'avons rencontré que des étranglements ordinaires dans le *Codium bursaria*.

forment par étranglement de l'ancien. HERTWIG, GRÜBER, BALBIANI, BÜTSCHLI sont unanimes à le reconnaître. HERTWIG, il est vrai, affirme n'avoir pu constater par l'observation l'existence de la membrane chez l'*Actinophærium*, mais il admet (p. 26) qu'elle persiste, et il l'indique en effet dans toutes ses figures. Du reste la FIG. 4 de GRÜBER ne laisse aucun doute à cet égard. Les noyaux qu'il a représentés sont altérés, ainsi que HERTWIG l'a fait justement observer, mais c'est précisément parce que la membrane s'est soulevée sous l'influence des réactifs, qu'elle est devenue plus distincte, et que l'on peut constater sûrement qu'elle existe encore pendant la phase des couronnes polaires. Quant à BÜTSCHLI, ses PL. VII et VIII montrent à l'évidence que la membrane du nucléole des infusoires se maintient intégralement jusqu'à la fin de la division. La membrane est également d'une grande netteté chez l'opaline, FIG. 6a et b. En employant les dissolvants de la nucléine, il est aisé de se convaincre de sa présence, au moment de l'étranglement du noyau, chez les *Codium*, bien que BERTHOLD n'ait pu constater son existence par l'observation directe.

Nous nous garderons bien d'ailleurs d'affirmer que la caryocinèse totale ne se rencontre pas chez les protistes. Ce serait là un fait des plus étranges. La FIG. 6 du travail récent de STRASBURGER (1) sur un protiste végétal, le *Trichia fallax*, semble indiquer que la caryocinèse des noyaux de ce myxomycète est complète, et que la majeure partie du fuseau reste dans le cytoplasme. Mais les faits de ce genre ne sont pas de nature à infirmer ceux que nous venons de mentionner, et l'on doit admettre que la membrane nucléaire persiste pendant la division chez la plupart des protistes étudiés jusqu'à ce jour.

Un fait remarquable, c'est que l'on trouve des exemples de caryocinèse incomplète dans les cellules testiculaires des arthropodes; tels sont ceux qui sont représentés dans nos FIG. 244 a à f et 246 x et y. Nous aurons à revenir sur ce fait intéressant lorsque nous parlerons des rapports qui existent entre les deux modes de division.

§ V. Explication des phénomènes caryocinétiques.

Nous sommes loin de posséder les connaissances nécessaires à l'établissement d'une théorie satisfaisante de la caryocinèse; il importe néanmoins de recueillir toutes les données qui sont de nature à jeter du jour sur un phénomène aussi obscur que compliqué.

(1) STRASBURGER : Bot. Zeit. 1884. p. 305, PL. III, FIG. 6. Il est à regretter que les figures de ce travail soient si indistinctes; la scission en bâtonnets épars y est peut-être indiquée.

1° *Le cytoplasme ne peut être la cause efficiente et immédiate des mouvements caryocinétiques.*

En effet ces mouvements peuvent se succéder et se dérouler d'une manière normale à l'intérieur des noyaux qui ont conservé l'intégrité de leur membrane, et sur lesquels par conséquent le protoplasme n'a pu avoir d'action directe, FIG. 244 *a, b, c, d, f*, FIG. 246 *x* et *y*, FIG. 218. Il est probable que les exemples de ce genre se multiplieront avec l'observation. N'oublions pas d'ailleurs que toutes les phases de la caryocinèse se succèdent dans les mêmes conditions chez beaucoup de protistes, FIG. 6*a*, PL. I; nous venons de voir en effet que chez ces êtres la membrane nucléaire, loin d'entrer en résolution, se retrouve dans les noyaux nouveaux. On ne peut donc affirmer avec certains auteurs que ce soit l'irruption du cytoplasme dans le noyau, lors de la disparition de la membrane, qui refoule les bâtonnets à l'équateur, ni avec d'autres que ce soit les rayons partis des centres d'attraction, ou des asters, qui tirent les éléments de l'équateur vers les pôles, puisque tous ces phénomènes se font régulièrement dans des noyaux intacts. C'est dans le noyau lui-même qu'il faut chercher avant tout la cause immédiate et principale de tous les mouvements qui s'y passent durant la division. L'influence du cytoplasme est d'ordre secondaire. Lorsque la membrane persiste, elle est purement osmotique; dans le cas contraire elle ne change guère de caractère, bien que les échanges soient devenus plus faciles. Car nous le savons, l'enchylème seul peut pénétrer dans le noyau, le réticulum et les rayons des asters demeurent indépendants du fuseau FIG. 245 *g* et *g'*, p. 340 à 346; aussi, jamais nous n'avons aperçu dans les cellules testiculaires la moindre trace de filaments remorqueurs, ayant pour but d'entraîner vers les pôles les bâtonnets de la couronne.

2° *Au début de la caryocinèse, l'eau pénètre abondamment dans la cellule.*

En examinant les cellules testiculaires en voie de division, encore vivantes et maintenues dans le liquide qui leur sert de milieu naturel, l'observateur est souvent frappé par leur aspect vacuoleux, PL. IV, qui contraste avec l'aspect uniformément granuleux qu'elles possèdent généralement à l'état de repos. La présence de ces vacuoles indique que le liquide extérieur fait irruption dans la cellule qu'il distend et dont il force le volume. Ces enclaves aqueuses se rencontrent dans tous les groupes d'arthropodes. Elles paraissent s'accroître ou se multiplier à mesure que l'on approche du moment de la formation des spermatozoïdes; elles sont en effet plus rares, et font même souvent défaut, dans les métrocytes jeunes et volumineuses.

On conçoit du reste que les plus grandes variations doivent exister sous ce rapport, et rien ne s'oppose à admettre que les cellules dépourvues de vacuoles absorbent néanmoins plus d'eau qu'auparavant. La quantité de liquide pourrait d'ailleurs varier dans une large mesure, sans cesser d'exercer une action sensible sur la cellule, soit par la turgescence, soit par les principes chimiques qui y sont tenus en dissolution.

En effet, le liquide qui baigne les cellules testiculaires n'est pas de l'eau pure, c'est un plasma complexe renfermant, comme les autres plasmas, des albuminoïdes, des produits de désassimilation variés, des sels alcalins et autres, etc.. Une absorption plus abondante de ces corps à un moment donné, doit produire des changements dans la cellule. On peut donc se demander si ce n'est pas en partie à leur présence qu'il faut attribuer les phénomènes chimiques qui se manifestent invariablement au début de la caryocinèse : la différence d'action des réactifs durcissants et colorants sur les cellules quiescentes et sur celles qui entrent en division en fournit la preuve. D'un autre côté nous savons par l'expérience que des traces d'alcalis, ou de minimes quantités de sels alcalins, gonflent la nucléine, dissolvent les albuminoïdes typiques, ramollissent et gonflent la plastine. Or, toutes ces modifications se constatent pendant la division. Le boyau nucléinien se gonfle et s'épaissit notablement durant la forme pelotonnée, le réticulum s'accentue, le cytoplasme et le noyau deviennent plus homogènes et plus transparents par la fusion ou l'atténuation de leurs granules enchylémateux. Ces divers phénomènes, s'expliqueraient déjà par l'action des corps alcalins de la cellule. Cependant nous croyons qu'il faut tenir compte également de l'action chimique que le boyau lui-même paraît exercer dans son voisinage, à l'aide d'un ferment qu'il dégage, et qui pourrait se déverser dans le cytoplasme avec plus d'abondance au moment de la division. Nous avons vu en effet que sous son influence les granules, soit du caryoplasma, soit du cytoplasma, se liquéfient à une certaine distance, surtout aux premiers stades de la division et pendant la reconstitution des nouveaux noyaux. C'est à cette double cause qu'il convient, selon nous, de rattacher l'homogénéité si grande du noyau, et même du protoplasme, au début de la division, ainsi que le ramollissement du stroma plastinien. Le boyau gonflé peut alors se détendre sans grand obstacle, dérouler ses anses et les amener au parallélisme s'il y a lieu, en un mot produire la forme pelotonnée.

Pour compléter cet aperçu, il nous resterait à signaler la cause de cet apport d'eau dans la cellule qui entre en division. Cette cause est difficile à préciser. Les travaux de DE VRIES sur la plasmolyse nous font cependant

entrevoir la raison générale de ce phénomène. Pour absorber le liquide extérieur, il faut que la cellule renferme des corps avides d'eau, tels que les sels (formiate, acétate, etc.) de potassium, les acides, les sels organiques, etc., capables de lutter avec avantage contre les corps semblables, qui sont contenus dans le plasma où baignent les cellules, et qui tendent à soutirer l'eau de ces dernières. Or, on conçoit qu'il se forme, par le jeu des actions chimiques, une plus grande quantité de ces composés à un moment donné. Mais on conçoit également que, sous l'influence de l'élaboration et de la désassimilation, ces mêmes principes s'accumulent peu à peu dans les cellules et finissent par s'y trouver en quantité suffisante pour appeler le liquide extérieur en abondance, et déterminer ainsi leur activité chimique et peut-être leur entrée en division. Cette manière d'envisager les phénomènes n'a rien de choquant; elle rend même compte de diverses particularités qui s'observent généralement dans la division des jeunes cellules. Ainsi, pendant la segmentation de certains œufs ou des cellules apicales chez les végétaux, les cellules des premières générations entrent en division simultanément, tandis que celles des générations suivantes ne présentent plus la même régularité. On constate les mêmes phénomènes dans les colonies testiculaires. Au début, les cellules encore peu nombreuses se divisent en même temps avec une régularité qui a déjà frappé BÜTSCHLI, mais plus tard, lorsque les cystes deviennent volumineux, cette régularité s'altère; certaines cellules sont parfois segmentées que les autres ne donnent encore aucun signe de caryocinèse. Cela se conçoit. Plus les nouvelles cellules s'éloignent de leur souche primitive, plus leur activité individuelle est soumise à l'influence répétée des causes extérieures, capables de la modifier, plus par conséquent les produits de cette activité seront sujets à varier de l'une à l'autre, et, s'il est vrai que l'entrée en division est fonction de ces produits, elle devra varier dans la même proportion qu'eux. On pourrait étendre ces considérations en les appliquant aux cas les plus divers, mais nous devons nous borner à cet aperçu général; il suffit pour faire comprendre notre pensée.

3° *Le liquide introduit par osmose dans la cellule et dans le noyau augmente leur turgescence; celle-ci force leur volume, et détermine leur allongement.*

L'aspect général des cellules en division indique qu'elles sont dans un état de réplétion turgide. Mais dans certains cas, chez les coléoptères, les panorpes, etc., on constate aisément qu'elles sont distendues outre mesure, à tel point que le protoplasme ne peut plus les remplir comme il le faisait à l'état de repos.

Si la résistance à la distention est égale dans tous les sens, le noyau et la cellule conservent leur forme primitive, tout en augmentant de volume; sinon, ils doivent s'allonger dans le sens de la moindre résistance. De fait un pareil allongement se produit régulièrement dans le noyau, et souvent aussi dans la cellule.

Lorsque, grâce à l'orientation des circonvolutions, on peut distinguer les pôles organiques du noyau, on constate que son extension a lieu suivant la ligne qui joint ces pôles, c'est-à-dire suivant son axe organique, alors même que ce dernier coïncide avec le petit axe de figure. Or, l'orientation des anses nucléiniennes accuse une orientation semblable dans le stroma plastinien où elles sont plongées. Dans ces conditions on peut admettre que la turgescence a plus d'effet utile dans le sens des trabécules longitudinales, car une partie de l'action qu'elle exerce dans la direction opposée, est annihilée par la résistance des trabécules qui courent en divers sens, et par la résistance des trabécules longitudinales elles-mêmes. De ce chef, le noyau doit donc s'allonger suivant son axe organique. On pourrait admettre aussi que la membrane nucléaire offre moins de résistance aux deux pôles; en effet, nous avons vu que c'est là, dans certains cas, qu'elle entre d'abord en résolution. Mais ce-fait ne peut se constater par l'observation, la membrane du noyau paraissant aussi épaisse, parfois même plus épaisse aux pôles qu'ailleurs. Nous préfererions admettre que, dès le début de la division, l'enchylème nucléaire chargé de ferments se porte aux deux pôles et y ramollit la membrane. HERTWIG a constaté chez la *Spirochona gemmipara* le transport de la substance du nucléole plasmatique aux deux extrémités suivant lesquelles le noyau va s'allonger. Nous avons nous-même remarqué à plusieurs reprises que la portion apicale des grands noyaux des panorpes et des lithobies prend à ce moment un aspect brillant; il semble qu'il s'y fait une accumulation de substances homogènes et réfringentes, qui cheminent dans le sens des anses du noyau. Pour cette raison encore le noyau doit s'allonger suivant son axe, si l'on admet, chose bien naturelle, que ces substances contiennent des ferments qui hydratent et ramollissent la membrane nucléaire; car, dans ces conditions, celle-ci doit céder d'avantage aux deux pôles sous l'influence de la poussée intérieure.

La pression aqueuse se fait également sentir sur le cytoplasme. L'eau d'irruption y forme, nous l'avons vu, de grandes vacuoles qui peuvent se réunir au centre de la cellule, en repoussant le protoplasme sur les bords et surtout aux extrémités. Ces phénomènes sont identiques à ceux qui se passent dans les cellules végétales à l'époque de leur grand accroissement; on sait que l'eau y creuse la cellule, coupe les cordons interposés aux

vacuoles et refoule le protoplasme contre la membrane sous la forme d'un mince sac périphérique. En même temps le liquide distend la cellule et en détermine l'allongement. Or beaucoup de cellules testiculaires subissent un allongement semblable pendant la division, au moment où le fuseau se développe.

En général la direction de cet allongement coïncide avec l'axe organique. On pourrait apporter deux raisons pour expliquer cette coïncidence. D'abord on peut admettre que les ferments accumulés aux pôles du noyau se répandent dans le cytoplasme environnant par osmose, ou librement après la résolution de la membrane, et que leur action se fait bientôt sentir sur la membrane cellulaire aux points les plus rapprochés, et qui sont situés sur le prolongement de l'axe organique du noyau. Dans ces conditions, la cellule doit changer de forme sous l'influence de la pression interne et s'allonger dans le même sens que le fuseau. Ensuite l'extension elle-même du fuseau, surtout lorsqu'elle est considérable comme dans beaucoup de cellules testiculaires, ne peut rester étrangère à ces modifications morphologiques. En s'allongeant le fuseau doit exercer une pression sur le protoplasme polaire, et forcer la cellule à céder devant lui, afin qu'il puisse s'épandre librement. Il existe des faits qui militent en faveur de cette intervention mécanique du noyau. Dans les cellules volumineuses, telles que les premières métrocytes des myriapodes par exemple, au sein desquelles le fuseau peut se développer sans obstacle, l'allongement est insensible ou nul. En comparant les éléments d'une préparation, ou ceux d'un même cyste, on arrive à cette conclusion, que l'allongement cellulaire est pour ainsi dire réglé par les dimensions du fuseau. En général l'extension de la cellule se marque surtout à la phase des couronnes polaires, c'est-à-dire qu'elle coïncide avec la période du plus grand allongement du fuseau. Ce fait est surtout frappant dans les cellules qui ont un certain volume; on peut s'en assurer en comparant les FIG. 84 et 85 avec les FIG. 86 à 88. Enfin dans une foule de circonstances on remarque que le fuseau, d'abord rectiligne, se recourbe en S à l'intérieur de la cellule PL. IV, etc. Ce phénomène singulier, et qui est si commun chez les arthropodes, prouve notre thèse. Car, du moment que la pression exercée par le fuseau est contrebalancée par la résistance que la membrane cellulaire présente à l'extension, il ne peut plus s'allonger en ligne droite, comme il l'avait fait jusque là; il doit nécessairement se recourber et se replier sur lui-même à l'intérieur de la cellule.

En résumé, pendant la division, l'allongement de la cellule et l'expansion du fuseau se font dans la même direction, et l'on peut rendre compte de ce parallélisme.

Cependant cette direction n'est pas toujours fixe par rapport à l'axe organique. Rappelons-nous les FIG. 39 à 44 des acridiens. Jusqu'à l'étape de la couronne équatoriale FIG. 39, l'allongement se fait d'une manière normale, mais à partir de ce moment il s'exécute dans un sens diamétralement opposé. Selon nous, c'est à un changement subit dans la direction de la pression la plus efficace qu'il faut recourir pour expliquer cette singularité. En effet si la direction de la moindre résistance, après avoir coïncidé comme d'habitude avec l'axe organique, change tout à coup et se reporte dans le sens opposé, la pression intérieure agit immédiatement dans ce sens avec plus d'effet. La cellule et le fuseau s'allongent alors perpendiculairement à l'axe organique, et le fuseau lui-même est ouvert en deux moitiés qui entraînent avec elles les bâtonnets de la couronne FIG. 40 à 43.

4° *La formation du fuseau est due surtout à l'étiement de la portion plasmatique du noyau sous l'influence de la turgescence.*

En 1877, AUERBACH (1) appelait déjà l'attention sur les effets que l'étiement doit produire sur une masse plastique et visqueuse; il doit, disait-il, y déterminer l'apparition de filaments parallèles, analogues à ceux du fuseau.

Ce rapprochement nous paraît justifié. Il l'est d'autant plus que le plasma nucléaire n'est pas une masse amorphe, mais qu'il renferme un stroma plastinien figuré. Nous avons vu en effet que dans bien des cas le noyau est parcouru par des filaments plus ou moins nombreux et plus ou moins visibles (2), qui serpentent entre les anses du boyau ou entre les tronçons nucléiniens pendant la forme pelotonnée. Qu'on se rappelle les FIG. 17 à 20, 34, 51, 67, 82 et 83, 104, 158, 210 et 213 a, et surtout les FIG. 300 à 304 de la scolopendre, dont les noyaux sont si remarquables par leur richesse en filaments plastiniens. Des filaments semblables ont été aperçus par plusieurs observateurs sur d'autres objets, et dernièrement encore BELLONCI (3) en a figuré de bien marqués dans l'œuf de l'axolotl, à l'issue de la forme pelotonnée, c'est-à-dire au stade de la FIG. 302 de la scolopendre (4).

Au moment où le noyau s'allonge ces filaments, étirés avec la masse nucléaire dans deux directions polaires opposées, tendent à se modifier et à

(1) AUERBACH : *Amlicher Bericht*, 1877.

(2) On peut admettre que le stroma plastinien ramolli est surtout invisible, parce qu'il a le même indice de réfraction que le plasma dans lequel il est plongé. Peut-être forme-t-il parfois une masse plus ou moins homogène avec ce dernier; ce fait ne changerait rien à nos déductions.

(3) BELLONCI : *La Caryocinèse dans la segm. de l'œuf de l'axolotl*. *Archives ital.*, t. VI, p. 52, FIG. 3.

(4) HEUSER : *Bot. Centralblatt*, 1884, nos 1 et sqq., a signalé l'existence de semblables filaments chez les végétaux, mais il les considère comme des cols étirés du boyau. Nous ne pouvons admettre cette interprétation en ce qui concerne les arthropodes; il ne peut être question de filaments ayant cette origine dans la plupart de nos figures, spécialement dans nos FIG. 82, 213 a et 300 à 304. Dans la FIG. 301 les cols dont parle HEUSER existent à côté de notre élément plastinien, et en sont tout-à-fait distincts.

prendre une direction longitudinale et parallèle au sens de la traction. Ainsi naissent les premiers rudiments du fuseau, qui s'achèvera bientôt à mesure de l'extension du noyau.

Nous avons eu souvent l'occasion de faire, pour ainsi dire, la vérification expérimentale de ce mode de formation. Nous n'exagérons pas en affirmant que nous avons, à plus de cent reprises différentes et dans divers tissus des arthropodes, rencontré sur des préparations dissociées les fig. C et D de la Pl. V. Ces figures représentent des noyaux actionnés par l'aiguille et étirés à leurs extrémités. On y aperçoit un faisceau de filaments parallèles, et d'autant plus marqués qu'ils se rapprochent davantage du point d'application de l'aiguille. Ces noyaux se distingueraient à peine des noyaux en division, parvenus au stade de la formation du fuseau : des noyaux représentés dans les fig. 21, 22 et 34 par exemple. On voit également sur ces derniers que les filaments sont surtout accentués aux pôles, c'est-à-dire à l'endroit où l'étirement se fait d'abord sentir. Ces faits nous paraissent probants.

5° *Les asters et les corpuscules polaires se forment sous l'influence du noyau.*

Nous avons vu, p. 347 et suivantes, que les asters et les corpuscules polaires sont de simples modifications du cytoplasme, les premiers du réticulum, les seconds de l'enchylème. Recherchons maintenant *les causes* de ces modifications.

Il est possible que les sels alcalins, etc., absorbés au début de la division, agissent sur le réticulum cytoplasmique pour le tuméfier. On pourrait admettre également que l'activité chimique qui règne alors dans la cellule dégage des composés, ferments ou autres, qui ramollissent et gonflent les trabécules plastiniennes. Mais des corps ayant cette origine devraient être uniformément répandus dans le cytoplasme; on ne voit pas pourquoi ils agiraient tout d'abord près des pôles du noyau. Cette uniformité même dans le lieu d'apparition des asters et des corpuscules polaires indique suffisamment que l'impulsion est donnée au cytoplasme par le noyau. Cette déduction est d'autant plus admissible que les pôles organiques du noyau paraissent être soumis de bonne heure, nous venons de le dire, à l'action d'un ferment qui les imbibe, et y facilite ainsi les échanges osmotiques. Pourquoi ce ferment lui-même ne s'échapperait-il pas pour se répandre dans le cytoplasme et y faire sentir son action? Cette hypothèse rendrait compte à la fois de la position constante des asters, et de leur formation rayonnante et progressive à partir des pôles; c'est aux pôles en effet que le

ferment se déverse au début. Elle expliquerait également la variabilité si grande qui se remarque dans le développement des asters. Sans doute, toutes choses égales d'ailleurs, la puissance de ces derniers est fonction de la puissance du réticulum plastinien dont ils ne sont qu'une modification, mais on doit admettre aussi que plus l'action du ferment supposé sera énergique, plus les trabécules seront gonflées, — et peut-être fortifiées par l'adjonction de nouvelle plastine (1), — au sein du cytoplasme. En outre plus ce ferment sera abondant, plus il pourra se répandre au loin et augmenter l'étendue des asters. On conçoit aisément que l'on doive rencontrer toutes les transitions entre l'absence totale et la présence d'asters qui embrassent le réticulum tout entier.

Nous avons dit que les rayons astériques diminuent d'épaisseur, à mesure que l'on s'éloigne des pôles. Ce détail s'expliquerait aisément par l'action de moins en moins accentuée des ferments. Cependant il faut faire la part d'un autre facteur, de l'incorporation des trabécules latérales par les rayons principaux, p. 347. Quelle que soit la manière dont cette réunion s'effectue : que les trabécules unissantes se brisent et s'accolent latéralement aux rayons, qu'elles y rentrent à la façon de pseudopodes, ainsi que cela se voit sur le réticulum vivant des noctiluques (2); elle a pour résultat immédiat et nécessaire l'épaississement proportionnel de ces rayons. Or nous savons que c'est surtout dans la région circompolaire que ces trabécules disparaissent; les rayons principaux y seront donc mieux accentués.

Les considérations qui précèdent s'appliquent également aux corpuscules polaires. Ces corps seraient le résultat de l'action des composés chimiques, échappés du noyau, sur l'enchyème polaire; leur présence, leur volume et leur nombre seraient fonction de l'intensité de cette action. On s'explique d'ailleurs aisément l'existence de ces corpuscules à des endroits divers de la cellule FIG. 246 f', le plasma du noyau pouvant se répandre dans toutes les directions, surtout après la disparition de la membrane.

6° *La formation des figures caryocinétiques doit être rattachée à des causes multiples.*

Nous arrivons aux divers mouvements de l'élément nucléinien pendant la cinèse. L'explication de ces mouvements est chose ardue. Mais, « lorsqu'on ne sait pas, on devine, dit GEOFFROY SAINT-HILAIRE, on cherche et l'on trouve des raisons qui appuient ou qui renversent l'hypothèse émise. »

(1) En énumérant, à la fin de ce mémoire, les avantages de la caryocinèse, nous dirons, que le ferment dont nous parlons pourrait bien avoir pour but d'augmenter la teneur du cytoplasme en plastine.

(2) *Biologie*, p. 20.

C'est à ce titre, et dans le but de susciter de nouvelles recherches, que nous nous permettons d'émettre les considérations suivantes.

a) Commençons par la *segmentation*, soit transversale, soit longitudinale du boyau.

Parfois la scission de la forme pelotonnée pourrait être rapportée exclusivement à l'action mécanique exercée sur les anses par l'allongement du noyau. Nous avons dit en effet, p. 270, etc., que les choses semblent se passer ainsi lors de la scission en tronçons parallèles. Mais il n'en est plus de même lorsque le peloton se débite en bâtonnets éparpillés. On peut constater par l'observation, FIG. 301, que ce phénomène est dû à un étranglement transversal du boyau, se répétant à des endroits régulièrement ou diversement espacés. A part la direction, la segmentation longitudinale se fait de la même manière, PL.V, g. Pour expliquer ces deux sortes d'étranglements, il faut recourir à la contraction propre de l'étui plastinien; de même qu'il faut recourir à la contraction du stroma et du réticulum plasmatique pour expliquer la segmentation du noyau et de la cellule⁽¹⁾. Car à nos yeux les divers éléments plastiniens de la cellule sont seuls doués d'irritabilité et de contractibilité⁽²⁾, parce qu'ils sont seuls structurés; tous les autres sont, ou bien des enclaves, ou bien des sortes de plasmas amorphes et inorganisés, liquides ou pâteux. Ces dernières conditions sont celles des enchylèmes et du contenu du boyau nucléinien⁽³⁾; si donc celui-ci se contracte et s'étrangle, c'est à son étui qu'il le doit.

On pourrait aller plus loin et se poser cette double question. Quelle est la cause qui détermine les contractions de la forme pelotonnée? Pourquoi les étranglements se font-ils de distance en distance?

On peut croire que ce sont certains corps dégagés par l'activité chimique qui règne à ce moment dans la cellule, ou amenés du dehors, qui actionnent le boyau et mettent en jeu sa contractilité.

Ensuite nous avons déjà fait observer⁽⁴⁾ que la paroi du boyau n'est pas uniforme, mais qu'elle porte çà et là des épaissements ou des anneaux plastiniens. Il semble aussi lorsqu'on enlève la nucléine des boyaux moniliformes, de ceux des araignées, par exemple, que les portions rétrécies ont une paroi plus épaisse. Ne pourrait-on pas admettre que la contraction est plus puissante à ces endroits, et que c'est là par conséquent que les étranglements doivent se marquer de préférence?

(1) Voir le Chapitre Second.

(2) *Biologie*, p. 196.

(3) *Biologie*, p. 231.

(4) *Biologie*, *ibid.*

b) *Les déplacements des bâtonnets*, aux diverses phases de la division, présentent tous les caractères d'un phénomène complexe.

Les tronçons qui résultent de la division parallèle ne font, nous l'avons vu, que se raccourcir sur le filament qui les porte jusqu'à la phase équatoriale. Ce mouvement s'explique aisément en admettant que, sous certaines influences excitantes, l'étui plastinien se contracte et se ramasse sur lui-même; le fait est que la paroi des bâtonnets équatoriaux, d'où l'on a extrait la nucléine, est épaisse et comme ridée ou plissée FIG. 57 et 58.

Mais la contractilité de l'étui plastinien ne pourrait rendre compte des mouvements variés que doivent exécuter les bâtonnets éparpillés pour venir se ranger en cercle à la périphérie du fuseau; on ne voit pas, en effet, comment la simple contraction de leur paroi pourrait leur faire accomplir ces évolutions avec tant d'ensemble et de régularité. Il faut donc faire appel à une autre cause. Cette cause on peut d'abord la chercher dans le fuseau.

On aurait peut-être tort, en effet, de considérer le fuseau comme une masse inerte, incapable de mouvements propres. Nous avons dit qu'il constitue un tout organique, dont on peut admettre que les différentes parties sont reliées entre elles, et qui est comparable à l'ensemble plus ou moins réticulé formé par les asters; on peut donc admettre qu'il est doué des mêmes propriétés générales que ce dernier. Or il y a lieu de penser que le réticulum plastinien des cellules en pleine activité est animé d'un mouvement rythmique de contraction et de dilatation successives (1). S'il en est ainsi, on ne peut trouver étrange que cette propriété se révèle dans l'élément correspondant du noyau pendant la division, point culminant de l'activité nucléaire. C'est en effet aux mouvements rythmiques des filaments du fuseau que nous croyons devoir rapporter les mouvements de systole et de diastole, qui ont été observés dans les couronnes de la salamandre. On conçoit que de pareils mouvements puissent contribuer pour une large part aux déplacements des bâtonnets. Sans doute nous ignorons la valeur et la modalité de cette action, aux diverses phases de la division, mais on comprend que la combinaison des oscillations rythmiques des filaments avec les mouvements propres des bâtonnets eux-mêmes produisent les effets les plus variés.

Il est d'autres causes encore qui mêlent leurs effets à ceux des précédentes, ce sont l'élongation du noyau et la turgescence.

(1) Ce n'est pas ici le lieu de prouver cette thèse qui sera développée dans notre *Biologie*. Pour le moment contentons-nous de dire que les mouvements rythmiques des cellules cardiaques, des cils, des vacuoles contractiles, etc. ne sont, à nos yeux, que la manifestation plus apparente de cette propriété générale du réticulum cellulaire.

Nous avons dit p. 364 que les filaments du fuseau se marquent souvent en premier lieu aux pôles d'allongement du noyau. Les bâtonnets restent alors généralement en place; ils sont encore plus ou moins enrobés dans le stroma plastinien qui a déjà donné naissance aux filaments des extrémités. A mesure que le noyau se développe, la formation des filaments s'achève, en progressant vers le centre, aux dépens et par la réunion des éléments du stroma dans lequel les bâtonnets sont plongés. Par le fait même, ceux-ci y sont pressés et repoussés graduellement vers la zone équatoriale, où ils finissent par se trouver lorsque le fuseau est achevé. Cette cause, jointe à leurs mouvements propres, nous paraît suffisante pour expliquer l'accumulation des bâtonnets dans un même plan au milieu du fuseau.

Nous avons avancé également, p. 251, qu'il y a pendant la phase équatoriale un moment de repos, au moins apparent, dans les mouvements caryocinétiques. En effet, on remarque un arrêt dans l'allongement du fuseau. Nous partageons à cet égard l'opinion de RABL (1) : le fuseau est stationnaire. Mais bientôt son élongation reprend, pour se continuer jusqu'au stade des couronnes polaires, et même au-delà. Or il paraît naturel d'admettre que l'expansion des filaments, une fois qu'il sont formés, se marque sur toute leur étendue. La portion médiane occupée par les bâtonnets, — qui se sont déjà divisés ou mis en mouvement par eux-mêmes, — s'allonge donc aussi; les deux groupes d'éléments qu'elle porte doivent par conséquent s'éloigner l'un de l'autre. Ainsi l'élongation du noyau pourrait contribuer, dans une certaine mesure et comme cause adjuvante, à la séparation et au retour des éléments nucléiniens vers les pôles.

La turgescence nous paraît surtout intervenir dans la formation, ou plutôt l'achèvement de la couronne équatoriale. Nous n'avons cessé de répéter que les bâtonnets et les filaments sont généralement répandus sur toute la section du fuseau, au moment où la couronne se forme; nous avons dit aussi qu'ils peuvent ensuite se porter, en totalité ou en partie, à la périphérie et y former une ceinture régulière. L'étude de ces déplacements latéraux est facile chez l'*Astacus*. Elle nous a montré que les filaments et les bâtonnets y sont passifs; ils sont en effet refoulés en masse et pêle-mêle, à partir du centre fig. 246 c et c', comme si l'on introduisait un corps étranger au milieu du fuseau. Ces déplacements sont donc purement mécaniques; ils sont vraisemblablement dûs à la turgescence. Grâce aux principes chimiques qui s'y trouvent, l'eau continue à affluer dans le fuseau, et y exerce une pression suffisante pour repousser vers le

(1) C. RABL : *Ueb. Zelltheilung*; *Morph. Jahrb.* 1885, t. X.

protoplasme ses éléments plus ou moins mobiles, filaments et bâtonnets, comme elle refoule le cytoplasme dans lequel elle fait irruption contre la membrane ou aux deux extrémités de la cellule. Ces deux phénomènes présentent en effet les mêmes caractères, ou plutôt ils ne sont que l'expression d'un même phénomène. L'eau de turgescence tend toujours en effet à refouler les éléments du centre vers la périphérie; c'est là un fait d'observation.

La grandeur des effets produits sur le fuseau est d'ailleurs proportionnelle à l'intensité et à l'efficacité de la cause. Si la pression intérieure est énergique, le fuseau est ouvert largement : la couronne acquiert alors un diamètre considérable, et les bâtonnets peuvent se placer côte à côte sur son périmètre, comme cela se voit dans les FIG. 246 *d*, *d'*, *d''*. Si elle est faible, ou nulle, les couronnes subissent peu de modifications, elles restent pleines au lieu de se creuser; ce phénomène s'observe également chez l'*Astacus*. Nous avons aussi parlé de l'efficacité de la pression; il se pourrait en effet qu'elle ne puisse s'exercer librement. En se dilatant le fuseau comprime le cytoplasme, et il arrive un moment où la pression exercée en retour par ce dernier s'oppose à tout envahissement. La présence de trabécules transversales reliant les éléments de la couronne p. 321, si elles étaient puissantes, tendrait aussi à diminuer l'expansion latérale du fuseau.

On pourrait se demander encore si la turgescence ne contribue pas au retour des bâtonnets vers les pôles. Une fois que ces derniers ont abandonné la ligne équatoriale, les deux groupes qu'ils forment, si rapprochés soient-ils, doivent être en effet soumis à la pression intérieure qui tend à reporter tous les éléments mobiles vers les extrémités de la cellule et du fuseau, comme dans les FIG. 74 et 75 par exemple; parce que c'est dans ce sens que l'allongement se produit, et qu'elle est par conséquent la plus efficace.

c) Les mouvements des bâtonnets pendant la *reconstitution du boyau* nucléinien, leur sont peut-être inhérents. Ces mouvements sont lents et insensibles ils peuvent être attribués avec fondement à la contractilité de l'élui plastinien. On trouverait difficilement une cause externe capable d'amener peu à peu les extrémités des bâtonnets l'une vers l'autre, au point de se toucher et de s'unir intimement. Disons cependant que la pression en retour, exercée par le cytoplasme aux pôles du fuseau, peut faciliter ces mouvements. Elle pourrait en effet avoir pour résultat d'infléchir les bouts supérieurs et libres des bâtonnets vers le centre de la couronne, et de diriger ainsi l'un vers l'autre ceux qui se trouvent aux extrémités d'un même diamètre.

d) Quant à l'*achèvement du noyau*, nous avons dit qu'il semble être le résultat de l'action d'un ferment, émanant de l'élément nucléinien et pouvant se répandre à une distance variable. Ce ferment transformerait une partie des albuminoïdes en plastine, et contribuerait ainsi à l'élaboration du nouveau stroma nucléaire.

Il se peut aussi que ce ferment détermine, dans la zone-limite de son action, une excitation, un mouvement quelconque du réticulum, ayant pour effet d'y accentuer ou d'y multiplier les trabécules. Ainsi naitrait la membrane nucléaire. N'est-ce pas aux confins de la sphère d'action des noyaux, ou des centres des nouvelles cellules, que s'établissent les plaques nucléaire et cellulaire, par une modification semblable des filaments du fuseau ou du réticulum plasmatique? N'est ce pas là également que se marque dans le cytoplasme l'étranglement séparateur des nouvelles cellules? Dans tous les cas, la formation de la membrane du noyau est sous la dépendance de l'élément nucléinien; nous avons vu en effet, p. 351, que les sphérules ou les bâtonnets de nucléine possèdent, même à l'état quiescent, une tendance marquée à s'entourer d'une membranule qui enrobe une portion plus ou moins notable du plasma environnant, et à s'organiser de la sorte en noyau, ou en nucléole-noyau.

CHAPITRE SECOND

LA PLASMODIÉRÈSE CINÉTIQUE

La plasmodiérèse cinétique des cellules testiculaires des arthropodes offre beaucoup d'intérêt au point de vue de la biologie générale. Nous allons montrer en effet qu'elle est la copie fidèle de la plasmodiérèse acinétique (1), et qu'elle présente la plus grande analogie avec la plasmodiérèse des végétaux. Son étude est donc de nature à modifier notablement les idées qui ont généralement cours dans la science, spécialement en ce qui concerne les rapports de la division cellulaire dans les deux règnes. En effet, la plupart des savants admettent encore des différences tranchées entre la plasmodiérèse des animaux et celle des végétaux. Chez les premiers, le protoplasme se diviserait à la faveur d'un étranglement équatorial, sans le concours d'une plaque cellulaire; chez les seconds, il se diviserait à l'aide de cette plaque, et en l'absence de tout étranglement.

Cependant plusieurs observateurs ont signalé déjà des points de rapprochement entre les deux règnes. On a constaté d'une part l'existence d'un étranglement sur certaines cellules végétales, chez des protistes par exemple, et d'autre part l'établissement d'une plaque cellulaire, plus ou moins complète, dans diverses cellules animales.

C'est de cette plaque dont nous devons d'abord nous occuper.

La plaque cellulaire est connue de longue date dans le règne végétal (2), mais elle a été étudiée d'une manière plus attentive, surtout dans ses rapports avec le fuseau caryocinétique, par STRASBURGER dans un ouvrage bien connu, publié en 1875 (3).

C'est dans cet ouvrage également que nous trouvons la première indication d'une plaque cellulaire chez les animaux; STRASBURGER signale en effet sa formation au sein du fuseau d'abord, et du cytoplasme ensuite, dans les cellules cartilagineuses de l'oreille du veau (4). La même année, FOL (5) indique sous le nom de : « ligne de démarcation entre les territoires des deux étoiles, » une plaque fusoriale dans l'œuf de *Cymbulia Peronii*. Bientôt BÜTSCHLI (6) découvre dans divers œufs : *Nephelis vulgaris* (TAF. I, FIG. 1, 2

(1) Voir plus haut, p. 226 et suivantes.

(2) Voir HOFMEISTER : *Die Lehre v. d. Pflanzenzelle*, chap. 2, p. 69 et suivantes.

(3) STRASBURGER : *Ueb. Zellb. und Zellth.*; Jena, 1875. — Traduction française par KICKX, 1876.

(4) L. c., p. 187 à 209 de la traduction française. — Voir à ce sujet la note de FLEMING (*Zellsubs.*, etc., p. 247.)

(5) *Études sur le développement des mollusques*; Archives de zool. expér., t. IV, 1875, PL. VIII, FIG. 5, λ.

(6) BÜTSCHLI : *Studien üb. die Entw.*, etc., 1876 (daté de novembre 1875). — Voir plus haut, p. 245.

p. 219), *Limnæus auricularis*, et *Succinea Pfeiferi* (TAF. IV, FIG. 14 et 19, p. 242), ainsi que chez les infusoires une plaque qu'il assimile expressément à celle que STRASBURGER venait de décrire dans les végétaux, bien qu'il n'ait pu, dit-il, observer la part qu'elle prend à la division cellulaire. Peu après E. VAN BENEDEN la remarqua dans le fuseau d'un embryon infusoriforme de dicyémide (1). A plusieurs reprises MAYZEL (2) a signalé dans diverses cellules épithéliales la présence, en lieu et place de l'étranglement ordinaire, d'une bande séparatrice, formée par l'apparition successive, à l'équateur du cytoplasme, d'une série de vacuoles, probablement remplies de substance cimentante, et qui finit par se cliver en deux lamelles. STRASBURGER a reproduit (3) quelques figures dessinées sur les préparations de MAYZEL; l'une d'elles, la FIG. 34, porte une plaque extérieure au fuseau, tandis que la FIG. 31 semble indiquer l'existence d'une plaque fusoriale. Les autres figures sont indistinctes; toutes ont été d'ailleurs copiées sur des préparations altérées, et nous paraissent avoir peu de valeur. En 1870, SCHLEICHER (4) et STRASSER (5) décrivent la division des cellules cartilagineuses à l'aide du clivage d'une plaque tenant lieu d'étranglement. D'après le premier de ces savants, la plaque serait formée par la réunion et la coalescence de corps filamenteux, ou de bâtonnets, qui dérivent du cytoplasme et s'accumulent progressivement à l'équateur. STRASSER se contente d'affirmer qu'elle représente un épaississement local du protoplasme, épaississement qui devient peu à peu homogène et prend l'aspect des membranes. Ces explications laissent à désirer. La même année MARK (6) mentionna également, sur les œufs de limace, une plaque cellulaire dans le fuseau d'où se sépare le globule polaire, ainsi que dans celui de l'œuf fécondé; seulement il ajoute que les filaments du fuseau sont repoussés et coupés par l'étranglement habituel. La plaque ne serait donc pas utilisée. FLEMMING (7) dit avoir remarqué, quoique rarement, des indices d'une plaque au milieu des fils achromatiques reliant les futurs noyaux.

Dans son mémoire sur la *Spirochona gemmipara* (8), R. HERTWIG représente, sur la zone moyenne et étirée du noyau en étranglement, un détail qui est à nos yeux l'indication d'une plaque véritable, mais qui n'est

(1) E. VAN BENEDEN : *Mémoire sur les Dicyémides*, Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 1876, nos 6 et 7.

(2) MAYZEL : *Gaz. lekarska*, 1876 et 1877; Schw. u. Hoffm. *Jarhesb.*, t. V, p. 36 et t. VI, p. 25.

(3) STRASBURGER : *Zellbildung*, etc., 3^e édition, 1880, PL. XIV, FIG. 30, 31, 32 et 34.

(4) SCHLEICHER : *Archiv f. mik. Anat.*, t. XVI, 1879, p. 283.

(5) STRASSER : *Morph. Jahr.*, 1879, t. V, p. 310.

(6) MARK : *Zool. Anz.*, 1879, p. 493.

(7) FLEMMING : *Archiv f. mik. Anat.*, 1880, t. XVIII, p. 151 (conclusions).

(8) R. HERTWIG : *Jenaische Zeitsch.*, 1877, p. 149; PL. XI, FIG. 4, et PL. XII, FIG. 17 d, e, f.

pour lui que « eine dichtere ungestreifte Stelle, ein Rest der mittleren Kernzone », c'est-à-dire, si nous comprenons bien, une partie non striée de la portion chromatique. BERTHOLD (1) a vu également une plaque sur un noyau étranglé du *Codium bursaria*. R. HERTWIG a récemment figuré une plaque au milieu du fuseau intérieur de l'*Actinosphaerium* (2); elle rappelle, dit-il, la plaque cellulaire de STRASBURGER, mais elle n'a pas d'importance, elle est plutôt due à un accident de préparation : « unregelmässige Gerinnung ». GRÜBER avait déjà, l'année précédente, reproduit dans ses dessins du même protiste (3), plusieurs plaques qu'il considérait comme étant destinées à la séparation des noyaux nouveaux. Nous dirons plus loin que ces productions des protistes sont identiques aux plaques fusoriales correspondantes des végétaux et des animaux. Nous avons représenté en 1883 (4) sur une cellule conjonctive du *Triton alpestre* un bel exemple de plaque cellulaire, à moitié dédoublée par l'aiguille; l'étranglement y étant très ouvert, on peut suivre aisément l'épaisse membrane cellulaire jusqu'au fond du col, et constater qu'elle s'arrête à la plaque du fuseau. Enfin tout récemment E. VAN BENEDEN (5) a signalé une plaque double dans le fuseau de l'œuf de l'*Ascaris megalcephala* en voie de segmentation, toutefois sans détailler d'une manière précise son mode de formation; à en juger par les figures qu'il en donne, sa plaque double ressemble davantage à un étranglement qu'à une plaque cellulaire.

On le voit, la plaque cellulaire n'a été mentionnée jusqu'ici chez aucun arthropode. La critique détaillée des observations précédentes nous entraînerait donc hors de notre sujet. Cette critique a d'ailleurs été faite par FLEMMING; nous renvoyons le lecteur aux pp. 247 à 252 de son ouvrage.

Ajoutons seulement une remarque. Il nous semble qu'on ne s'est pas assez attaché à prouver que la plaque cellulaire, dont l'existence, au moins à l'intérieur du fuseau, n'est pas douteuse dans plusieurs des cas mentionnés par les auteurs précités, que cette plaque, disons nous, sert en *réalité* à l'établissement d'une membrane. Car il se pourrait que l'étranglement continuât son chemin à travers le fuseau, comme si la plaque n'existait pas. Nous avons vu que, d'après MARK, c'est ainsi que les choses se passent dans les œufs de limace. Il en est ainsi également chez les protistes. Cette

(1) BERTHOLD : Mitth. a. d. Zool. Stat. z. Neap., 1880, t. II, p. 73.

(2) R. HERTWIG : *Die Kernth. b. Actinosphaerium*, etc., 1884, PL. II, FIG. 13, p. 24.

(3) GRÜBER : *Ueb. Kernheilungsvorgänge b. cinig. Protozoen*; Zeits. f. wiss. Zool., 1883, t. XXXVIII, p. 372, PL. XIX.

(4) *Prospectus* de la Biologie cellulaire, p. 13, 1883.

(5) E. VAN BENEDEN : *Rech. sur la mat. et la féc. de l'Ascaris megal.* Archives de Biologie, 1883, t. IV, p. 563, PL. XIXter, FIG. 10 à 13.

observation a d'autant plus d'importance que, dans une foule de cas qui seront mentionnés tout à l'heure, la plaque elle-même disparaît sans avoir été employée. On pourrait aller plus loin. D'après nos observations, qui sont assez nombreuses, nous admettrions volontiers que la plaque fusoriale est une simple dépendance de la caryodiérèse, qu'elle peut apparaître dans toute division nucléaire, même dans celle qui se fait par étranglement, chez les animaux aussi bien que chez les végétaux, indépendamment de toute plasmodiérèse. Aussi, si nous n'en avons pas fait l'étude dans le Chapitre précédent, ç'a été dans le but unique d'éviter les redites qui fussent devenues inévitables dans celui-ci. S'il en est ainsi, il est évident que l'on n'a rien prouvé, quant au mode de division du protoplasme, lorsqu'on a établi seulement l'existence d'une plaque fusoriale; il est nécessaire de démontrer en outre que cette plaque est utilisée pour la séparation des masses plasmiques. Or cette preuve ne nous paraît pas encore avoir été fournie (1). La conclusion qui résulte de la dissertation de FLEMMING est aussi, que la division cellulaire des cellules animales à l'aide d'une plaque demeure toujours sujette à contestation.

La plasmodiérèse cinétique présente une telle similitude de caractères dans les divers ordres d'arthropodes, qu'il suffirait de la décrire dans l'un d'eux pour en faire l'histoire complète; il serait donc aussi fastidieux qu'inutile de la suivre dans tous les groupes, comme nous l'avons fait pour la caryocinèse. Nous étudierons le phénomène en lui-même; nous l'analyserons pour en déterminer les principaux caractères, et découvrir les analogies qu'il présente avec le même phénomène envisagé chez les végétaux.

Nous distinguerons deux étapes dans la plasmodiérèse des cellules testiculaires, les seules dont nous ayons à nous occuper : 1° la *formation de la plaque cellulaire*; 2° la *scission du protoplasme*.

ARTICLE PREMIER

Formation de la plaque cellulaire.

La plaque cellulaire végétale, consécutive à la caryocinèse, se compose de deux portions, dont l'une se trouve dans le fuseau, et l'autre dans le cytoplasme. Il en est de même chez les animaux, du moins lorsque la plaque est complète. On pourrait désigner la première sous le nom de plaque *fusoriale*, ou plaque

(1) Qu'il nous soit permis de dire toute notre pensée. La figure de notre *Prospectus* nous paraît être la seule d'où l'on puisse conclure que la plaque fusoriale sert à la division, parce qu'elle est la seule où l'on puisse voir clairement que l'étranglement s'arrête à la limite du fuseau, et par conséquent ne rend pas la plaque fusoriale inutile.

nucléaire(1), et la seconde sous le nom de plaque *cytoplasmatique*. A l'instar des botanistes, nous appellerons aussi cette dernière plaque *complétive* parce qu'elle étend et parfait la première.

I. Formation de la plaque fusoriale.

Le fuseau, nous le savons, est très développé dans les cellules testiculaires des arthropodes. Ses filaments sont puissants; ils sont nombreux. Leur nombre augmente apparemment pendant la division, p. 255, etc. Ce qui est certain c'est que, à la fin de la caryocinèse, il ne le cède en rien à celui des fuseaux les mieux fournis des végétaux. Il y aurait donc lieu de rectifier sur ces points les assertions contraires de STRASBURGER (2).

Nous ne pouvons admettre davantage la différence qui existerait, d'après ce savant (3), dans le rôle que le fuseau est appelé à jouer dans la plasmodiérèse chez les animaux et chez les végétaux. Chez les animaux le fuseau aurait accompli son rôle après avoir servi au retour des éléments chromatiques vers les pôles; tandis que dans les végétaux il aurait encore pour mission de concourir à l'élaboration de la plaque séparatrice. Cette distinction nous paraît erronée. En effet, la plaque fusoriale se forme normalement chez les animaux aussi bien que chez les végétaux, et elle y est souvent aussi accentuée que dans ces derniers; en outre elle s'y forme exactement de la même manière, et elle y remplit les mêmes fonctions. L'examen des cellules testiculaires en général, et de celles des arthropodes en particulier, ne laisse subsister aucun doute à cet égard.

1° Nous avons représenté la plaque fusoriale dans un grand nombre de figures, puisées dans tous les ordres : FIG. 32, 33, 44, 45, 74, 75, 86 à 88, 109, 112, 122, 123, 147 à 155, 163 c, 176, 177, 184, 185, 190, 191, 196, 202, 210 à 217, 226 b, c, d, 228 b, 241, 251, etc. Son existence est donc générale chez les arthropodes. Elle ne l'est pas moins chez les autres animaux; nous en donnons un exemple, en passant, dans la FIG. 243.

Ce serait cependant une erreur de penser que la plaque fusoriale existe toujours. Dans la plupart des espèces que nous avons étudiées, nous avons toujours constaté sa présence sur un assez grand nombre de cellules, mais rarement sur toutes, même dans les espèces où les plaques sont communes. Nous avons habituellement remarqué un certain nombre de fuseaux qui n'en portaient pas trace encore au moment où l'étranglement du cytoplasme

(1) On a parfois appelé « plaque nucléaire » la couronne ou plaque équatoriale; mais cette expression étant aujourd'hui délaissée, on peut l'employer dans le sens que nous lui donnons ici.

(2) STRASBURGER : *Zellbildung*, 3^e édition, 1880, p. 300.

(3) STRASBURGER : *Ueber d. Theilungsvorgang d. Zellk*; *Archiv f. mik. Anat.*, t. XXI, 1882, dit ceci : « Bei Thieren schwinden die Spindelfasern hierauf, sie haben ihre Function vollendet; bei höher organisirten Pflanzen vermehren sie sich noch, um auch die Elemente der Kernplatte in die richtige Lage zu bringen ».

venait les couper : témoins les FIG. 121, 246 *h*, 313, et la FIG. 36 de notre *Biologie*. Ensuite elles paraissent beaucoup plus répandues dans certaines espèces que dans d'autres appartenant au même groupe; les crustacés sont surtout frappants sous ce rapport. Enfin nous devons ajouter que malgré les recherches les plus soigneuses nous n'avons rencontré aucune plaque chez l'*Astacus fluvialilis*, ni chez la *Scolopendra dalmatica* (1). Cette absence, en ce qui concerne la scolopendre, est d'autant plus surprenante que les plaques fusoriales manquent rarement dans la famille voisine des lithobiïdes.

2° Habituellement la plaque se marque dans le fuseau au moment où les couronnes polaires se forment, ou viennent de s'achever; les FIG. 86, 87, 109, 133 et 123, 176, 184, 190, 202, etc., etc. en font foi. Il n'est pas rare cependant de rencontrer des fuseaux où la plaque se dessine à peine, alors que les noyaux sont reconstitués. On conçoit qu'il y ait sous ce rapport des variations assez étendues, dépendant vraisemblablement de la rapidité avec laquelle la caryocinèse s'exécute.

3° Le mécanisme de sa formation est calqué sur celui de la plaque végétale(2). C'est toujours sur les filaments eux-mêmes que les premiers indices de la plaque nucléaire se manifestent; ils s'épaississent dans leur partie médiane. Cet épaississement se marque d'abord sur une zone assez large; nous avons en effet rencontré assez souvent les FIG. 44 et 146 dans les divers groupes. On voit sur ces figures que les fils connectifs s'accroissent sur une portion notable de leur parcours. Mais bientôt cette zone se rétrécit, en s'épaississant de plus en plus, jusqu'à ne plus former qu'un cercle équatorial FIG. 45. Chaque filament porte alors un bouton sphérique, ou allongé et tronqué à ses extrémités FIG. 123. 190, 177, etc., FIG. 86 à 88, 74, 75, etc., etc. Ces boutons sont formés d'une substance réfractaire vis-à-vis des dissolvants des albuminoïdes; ils présentent comme les filaments eux-mêmes, mais à un plus haut degré, les propriétés du groupe des plastines.

Quant au mode précis suivant lequel se fait l'épaississement des filaments, nous n'avons pu le constater avec certitude. Nous sommes cependant assez porté à admettre avec STRASBURGER(3) que les filaments sont creux, et que c'est la substance qu'ils renferment qui s'achemine de part et d'autre vers l'équateur. C'est ainsi que les choses nous ont paru se passer dans les gros filaments des araignées FIG. 182, 189, 190, de la panorpe FIG. 87, et de l'aphrophore FIG. 109 *b*.

(1) Nous constatons des faits; loin de nous la pensée d'affirmer que les plaques fassent entièrement défaut chez ces animaux.

(2) Voir STRASBURGER : *Ueber den Bau, etc. der Zellhaute*, 1882, p. 172 à 174.

(3) Ibidem.

Les nodules s'accroissent pendant un certain temps; il en est qui deviennent volumineux, comme on peut le voir sur plusieurs des figures précitées. Lorsque les filaments sont nombreux et serrés, FIG. 86 à 88, les portions épaissies peuvent finir par se toucher et constituer une plaque plus ou moins continue et homogène. Mais habituellement elles restent indépendantes, et leur ensemble, vu par un pôle, fait l'effet d'une couronne équatoriale à bâtonnets intérieurs, à peu près comme l'indique la FIG. 263. En effet l'allongement que le fuseau subit pendant les dernières phases de la caryocinèse a pour conséquence nécessaire d'amoindrir son diamètre équatorial, en lui faisant prendre la forme cylindrique, et de ramener ses filaments dans la partie centrale.

4° Les choses peuvent en rester là; il en est ainsi généralement quand la plaque n'est pas utilisée.

Mais souvent aussi les granules cytoplasmiques qui font irruption dans le fuseau, ainsi que nous le dirons tout à l'heure, s'accumulent près de la plaque comme chez les végétaux; la plaque s'assombrit FIG. 251, 252, 266, en même temps qu'elle s'élargit. Ce phénomène est surtout remarquable chez les lithobïdes FIG. 210, 211, 213, car la bande dont nous parlons y acquiert une grande épaisseur.

A ce moment la plaque est délicate et se désagrège sous les moindres influences : la pression, le mouvement des aiguilles, l'action des réactifs durcissants, etc. Les matériaux qui la constituent se répandent alors dans le cytoplasme; il n'en reste que les épaississements nodaux des filaments, et parfois un échaffaudage de trabécules difficiles à distinguer dans le cytoplasme granuleux. Aussi est-il nécessaire de recourir à des objets frais, et traités avec la plus grande délicatesse, pour apercevoir ces détails; nous avons vu plus d'une fois la large bande des lithobies s'évanouir sous nos yeux en quelques instants. Cependant la plaque s'affermie avec le temps; grâce à la fusion des granules, elle prend insensiblement l'aspect brillant et réfringent des membranes adultes FIG. 217. Mais n'anticipons pas; avant d'aller plus loin, disons quelques mots de la plaque cytoplasmique.

II. *Formation de la plaque cytoplasmique.*

1° L'apparition de cette plaque n'est pas aussi fréquente chez les arthropodes que celle de la précédente. En effet, à en juger par nos observations, la plaque fusoriale est loin de se compléter dans tous les cas : témoins les FIG. 87, 88, 122, 146 à 155, 176, 184, 214, etc., etc., dans lesquelles la plaque ne déborde pas le fuseau. Cependant nous avons constaté son existence dans tous les groupes : FIG. 33, 86, 123, 210 et suivantes, FIG. 245 h,

251, 252, 266. Elle apparaît également chez les autres animaux. **FIG. 243.** C'est chez les myriapodes que nous l'avons trouvée répandue avec le plus de profusion; néanmoins elle y fait aussi défaut, **FIG. 214**: ce qui n'étonne pas, la plaque fusoriale elle-même pouvant y manquer. C'est également l'absence de cette dernière qui explique pourquoi nous n'avons observé aucune plaque cytoplasmatique ni chez la scolopendre, ni chez l'écrevisse.

Il faut remarquer d'ailleurs que la délicatesse de la plaque complétive est plus grande encore que celle de la plaque fusoriale, et qu'elle s'évanouit avec la plus grande facilité, même sur les matériaux vivants qui ont été traités avec toutes les précautions désirables. Nous ne pourrions mieux comparer les plaques des arthropodes qu'à celles des algues et des champignons filamenteux. Observe-t-on au microscope des plaques en voie de formation sur des filaments vivants de *Mucor* ou de *Zygnema*, par exemple, il suffit de la moindre pression ou de l'addition d'une goutte de réactif pour les anéantir en dispersant leurs éléments. En outre l'irruption des vacuoles au moment de la division peut produire des effets désastreux sur les plaques cellulaires déjà formées, comme celles des **FIG. 33, 85, 123**, en refoulant de tous côtés la masse plasmique. Pour cette double raison, il se pourrait que les plaques complétives fussent beaucoup plus communes qu'on ne le pense et que ne l'indique l'observation.

2° Quoi qu'il en soit, ces plaques existent, et leur formation est calquée sur celle des plaques fusoriales. En examinant avec un grossissement suffisant de jeunes plaques de myriapodes, on constate en effet que leurs premiers traits se dessinent d'abord sur le réticulum plastinien, lequel correspond, nous le savons (1), aux filaments du fuseau. Ce réticulum s'épaissit et s'accroît de préférence aux points de jonction des trabécules situées dans le plan équatorial, ainsi que le montrent les **FIG. 210 et 213 b**, etc.

Mais c'est surtout des plaques cellulaires du tissu graisseux, que nous avons étudiées précédemment(2), qu'il faut rapprocher celles des cellules testiculaires, car elles en reproduisent exactement tous les détails. Remarquons d'abord que l'établissement de la plaque complétive marche du centre vers la périphérie. En effet, les épaississements du réticulum ne se marquent pas simultanément sur tout le diamètre de la cellule; ils apparaissent d'abord contre la plaque du fuseau, pour s'étendre ensuite de proche en proche jusqu'à la membrane cellulaire, s'il y a lieu. Contrairement à ce qui se voit parfois chez les végétaux, nous n'avons jamais observé

(1) Voir plus haut, p. 345.

(2) Voir p. 238 à 240.

de plaque débutant près de la membrane et s'avancant vers le fuseau pour s'y joindre; son développement est toujours centrifuge. Ainsi la plaque complète n'est pour ainsi dire que la continuation de la plaque fusoriale; d'après nos observations sur les cellules testiculaires, elle ne se forme jamais lorsque celle-ci fait défaut. Nous ne pourrions donc admettre, comme semble le faire MAYZEL, que la plaque n'existe qu'en dehors du fuseau, et nous regardons comme fautive la FIG. 34 reproduite par STRASBURGER (1).

3° La plaque complète s'étend à une distance plus ou moins grande du fuseau; il est relativement assez rare qu'elle progresse jusqu'à la membrane cellulaire. Un fait important à noter c'est que dans les divers groupes on trouve tous les intermédiaires entre les cas où elle fait totalement défaut et ceux où elle traverse tout le cytoplasme. Ainsi, dans les myriapodes, à côté de cellules qui sont dépourvues de toute plaque (2), on en trouve qui n'ont qu'une plaque intranucléaire FIG. 214, et d'autres qui portent des plaques cytoplasmiques à tous les degrés d'étendue FIG. 210, 211, 213, etc.

4° La marche que suit la plaque à travers la cellule présente des allures singulières qui nous ont beaucoup intrigué à l'époque, déjà ancienne, où nous les avons découvertes, car alors nous ignorions encore les phénomènes qui se passent dans le tissu graisseux. En effet, si parfois la plaque s'avance en ligne droite jusqu'à la membrane *pc* FIG. 213 *b*, 251, 245 *f*, sous la forme d'une lamelle unique, parfois aussi elle se bifurque à une certaine distance avant de l'atteindre, *x* FIG. 213 *c* et 215, *pc* FIG. 245 *h* et 266. Elle s'avance alors dans le cytoplasme, de part et d'autre de la direction qu'elle avait suivie jusque là, en décrivant une courbe dont la convexité regarde la membrane. Il en résulte qu'un anneau triangulaire de cytoplasme limité, d'un côté par la membrane cellulaire, de l'autre par les deux arcs nouveaux qui en ont opéré la séparation, reste à l'équateur en dehors des futures cellules. Cet anneau est vu en coupe optique dans les figures précitées. Sa puissance est fort variable; presque nulle dans la FIG. 213 *c*, elle est considérable dans la FIG. 215. Ce sont les débris de cet anneau que l'on aperçoit en *y* de la FIG. 216. Nous retrouvons donc ici toutes les particularités qui ont été décrites avec détails dans la plasmodiérèse des cellules graisseuses (3); nous ne nous y arrêterons pas davantage.

Nous devons cependant mentionner un fait que nous jugeons digne d'attention. L'espace triangulaire présente un aspect particulier; il n'est pas réticulé. Ce fait se constate assez aisément chez les myriapodes,

(1) Plus haut, p. 373.

(2) *Biologie*, etc., FIG. 36, p. 191.

(3) Voir plus haut, p. 238 et suivantes.

FIG. 213c et 215, en α , mais il nous a surtout paru frappant dans les cellules de pagure qui avaient subi une autodigestion. On n'aperçoit aucune trabécule dans l'espace triangulaire de la FIG. 245 h, tout a été digéré. On dirait donc que cette portion est exclusivement formée d'enchylème, et que le réticulum s'en est retiré peu à peu pour former les arcs de la plaque. Ne pourrait-on pas admettre que les nouveaux noyaux, qui rendent la cellule dicentrique (1), font déjà sentir leur influence sur le cytoplasme, pour y marquer leur part réciproque, par la rétraction des trabécules les plus éloignées de la zone équatoriale, ou de la zone limite?

A notre connaissance, on n'a signalé jusqu'ici aucun cas de bifureation de la plaque cellulaire dans le règne végétal. Elle y existe cependant; les diatomées en offrent des exemples remarquables. Il y a quelques années, nous avons eu la bonne fortune de rencontrer dans une mare, à la fin de l'hiver, des *Pinnularia viridis* en division, et sur lesquelles nous avons pu saisir le mécanisme de la formation des nouvelles valves. La FIG. 242 représente un individu de cette espèce au moment où la plaque cellulaire, γ , s'achève. La plaque du fuseau f s'est étendue progressivement vers les deux extrémités du frustule, et là elle s'est ouverte en deux branches régulières, α qui, en venant s'appuyer sur les valves, limitent un espace triangulaire dans lequel nous avons remarqué des débris de protoplasme. Ensuite la plaque et ses branches se transforment en membrane, qui s'incruste bientôt de silice et forme les deux nouvelles valves; celles-ci se trouvent ainsi, dès leur origine, emboîtées par leurs extrémités dans les anciennes. On le voit, ces phénomènes sont la reproduction surprenante de ceux que nous venons de décrire dans les cellules testiculaires.

5° Enfin la constitution de la plaque complétive est la même que celle des plaques des cellules graisseuses et, nous pouvons ajouter, des cellules végétales.

Nous avons vu que la plaque débute par un épaissement local du réticulum. Cet état dure peu. Les granules du cytoplasme s'y portent et s'y fusionnent successivement en comblant tous les interstices qui s'y trouvent, FIG. 210 et 211. La plaque ainsi formée est assez souvent homogène d'apparence. Son épaisseur est variable. Elle est très épaisse chez les lithobies; elle l'est moins chez le crangon et la squille; ailleurs elle reste mince, et pour ainsi dire rudimentaire. Lorsqu'on fait disparaître les granules et les matériaux solubles, la plaque se présente sous la forme d'une bande plus ou moins réticulée, d'un aspect tout autre que celui du protoplasme

(1) On se souvient de ce que nous avons dit à ce sujet en parlant de l'aphrophore. p. 229.

environnant, et à mailles plus ou moins serrées *pc*, FIG. 245 *h*. On peut voir que cette plaque a beaucoup d'analogie avec la plaque *pc'* de la FIG. 283; elle est cependant généralement moins accentuée que dans cette dernière figure. Elle a beaucoup de ressemblance également avec les plaques réticulées qui sillonnent le sac embryonnaire des végétaux pendant la formation de l'endosperme, et plus encore avec les plaques provisoires qui y apparaissent accidentellement, et qui demeurent inefficaces, c'est-à-dire n'arrivent pas à l'état de membrane parfaite.

ARTICLE SECOND

Scission du protoplasme. — Destinée de la plaque cellulaire

On s' imagine volontiers que chaque phénomène biologique s'exécute suivant un type rigoureux et uniforme. C'est là une erreur profonde dont il importe de se désabuser. Vouloir rendre la nature esclave d'une formule, c'est méconnaître ses allures favorites et ses caractères les plus essentiels, mais ce n'est point l'enchaîner. Cette réflexion, que l'étude de la caryocinèse nous a déjà suggérée, se présente aussi d'elle-même à l'esprit de l'observateur qui s'efforce de surprendre les secrets de la plasmodiérèse chez les animaux. Ici il découvre un mur séparateur, production nouvelle qui surgit au sein de la cellule-mère; là il ne voit qu'un étranglement de la membrane, qui finit par couper mécaniquement la cellule en deux moitiés; ailleurs il rencontre l'un et l'autre à la fois. Mais alors rien de plus capricieux que le rôle joué par chacun d'eux dans la division; tantôt ils servent tous deux à la séparation des nouvelles cellules, tantôt l'un ou l'autre reste inefficace, tantôt enfin ni l'un ni l'autre n'est utilisé.

Tels sont en effet les phénomènes multiples qui se passent dans les cellules testiculaires des arthropodes pendant leur plasmodiérèse. Essayons de les esquisser dans leurs traits principaux.

I. La plaque ne se forme pas, les cellules se divisent alors par simple étranglement.

C'est là un fait incontestable. Le lecteur se rappelle que non seulement la plaque cytoplasmatique, p. 378, mais la plaque fusoriale, p. 376, peut faire totalement défaut, et cela dans tous les groupes et même dans les espèces qui en sont habituellement pourvues. Cependant les cellules se divisent. On voit alors l'étranglement couper le fuseau comme il a coupé le protoplasme, FIG. 121, 246 *h*, 311 à 313, FIG. 36 de la *Biologie*. Ce mode est réalisé dans beaucoup d'autres cellules animales, et il se présente également dans la divi-

sion directe(1). Les fuseaux étranglés, semblables à ceux des figures précitées, ont été de notre part l'objet d'une attention spéciale, et nous n'hésitons pas à affirmer que, dans un assez grand nombre de cas, ils ne portaient aucune trace de plaque fusoriale. Ce mode de division, nous l'avons dit, est le seul que nous ayons observé chez l'écrevisse et la scolopendre; il est assez rare chez les lithobies, néanmoins il y existe à n'en pouvoir douter. Il est plus commun dans les autres groupes, mais on observe de grandes variations d'espèce à espèce et même d'une préparation à l'autre.

Nous croyons qu'il faut chercher la raison de ces variations dans la précocité plus ou moins grande de l'apparition de l'étranglement. Cette apparition n'a en effet rien de fixe. Ici l'étranglement se dessine déjà pendant la phase équatoriale : cela s'observe assez souvent chez la scolopendre FIG. 311, et parfois chez l'*Astacus*, ou du moins au début de la phase polaire : FIG. 121, 246h, 36 de la *Biologie*; ailleurs il apparaît seulement pendant, ou même après la reconstitution des noyaux. On conçoit que dans le premier cas la plaque n'ait pas le temps de se former; tandis que si l'étranglement est plus tardif, elle peut s'établir dans le fuseau et dans le cytoplasme, et concourir pour une part plus ou moins large, parfois exclusive, à l'élaboration de la nouvelle cloison.

II. La plaque se forme, mais elle disparaît sans être utilisée pour la division.

A. Il y a plusieurs années déjà que STRASBURGER a signalé la disparition de la plaque dans le sac embryonnaire des végétaux(2). Nous avons eu souvent nous-même l'occasion de constater cette particularité. Nous l'avons constatée, par exemple, sur le sac embryonnaire de la *Parisquadrifolia*, où nous avons pu suivre pas à pas les divisions nucléaires, depuis la première jusqu'à la cinquième (32 noyaux). A chaque caryocinèse surgit une plaque des mieux accentuées à l'équateur de tous les fuseaux, mais cette plaque disparaît avant la caryocinèse suivante; en effet, plaque et fuseau repassent bientôt à l'état de protoplasme ordinaire.

Il y a plus, les plaques fusoriales peuvent se compléter. Ce fait s'observe chez le *Majanthemum bifolium*, la *Pirola minor*, etc. Le jeune sac embryonnaire est alors sillonné de plaques étendues, qui se rejoignent et semblent le diviser en territoires cellulaires. Cependant la division n'aboutit pas; ces ébauches s'effacent et disparaissent comme les plaques nucléaires

(1) Voir la Première Partie, p. 229, etc.

(2) STRASBURGER : *Zellbildung*, etc., 3^e éd., p. 354.— Id. : *Ueber d. Theilungsvorgang d. Zellk.* ; Archiv f. mik. Anat. 1882, t. XXI, p. 580.

de la parisette. Plus tard seulement surgiront les plaques définitives et efficaces, le plus souvent dans le protoplasme au repos (1) et indépendamment de la caryocinèse, ainsi qu'il a été dit à propos des cellules graisseuses (2).

Chose remarquable, ces phénomènes se retrouvent dans les cellules multinucléées du testicule des animaux.

1° GILSON a montré (3) que dans les divers ordres d'insectes et les arachnides les métrocytes deviennent d'abord multinucléées, pour donner ensuite naissance à des colonies ou cystes par voie endogénique. Il a montré également que les cellules de ces colonies peuvent devenir à leur tour le siège des mêmes phénomènes, toutefois après avoir présenté pendant un temps variable la segmentation binaire. Or, à chaque caryocinèse que subissent ces cellules-mères, on voit souvent — pas toujours — se former une plaque au milieu du fuseau. Mais cette plaque n'a qu'une existence éphémère; elle s'évanouit en effet comme celles du sac embryonnaire. Ces assertions sont faciles à prouver, car la plaque nucléaire est très apparente dans ces cellules, et elle s'y maintient longtemps.

Jetons d'abord un regard sur les FIG. 76, 110, 156, 185. Ces figures sont assez fréquentes dans les préparations où l'on a crevé des cystes de différentes générations. Les cellules qu'elles reproduisent sont des cellules à deux noyaux récents, enfoncés dans un protoplasme compact et granuleux. En les observant de plus près on discerne, dans la masse plasmique homogène et contre la membrane, un détail de structure intéressant *γ* FIG. 76, *pn* FIG. 156 et 185; ce détail marque en effet la plaque nucléaire, dernier vestige de la caryocinèse que vient de traverser la cellule, et qui s'évanouira bientôt à son tour. Entrons dans quelques détails qui porteront la conviction dans l'esprit du lecteur.

En décrivant dans le chapitre précédent les phénomènes de la caryocinèse, nous nous sommes arrêté à la reconstitution des noyaux nouveaux. Nous avons fait remarquer cependant que, à partir du stade des couronnes polaires, le fuseau prend souvent chez les arthropodes un regain d'allongement (4). L'extension qu'il subit alors peut devenir si considérable qu'il est obligé de se recourber, soit sous la forme d'un arc ou d'un cercle FIG. 44 et 45, 144, 176, etc., soit plus généralement sous la forme d'un sigma ou d'un S FIG. 74, 154, etc. Ces dernières images sont très fréquentes. Les nouveaux noyaux, toujours situés aux extrémités du fuseau, sont ainsi

(1) STRASBURGER : *Zellbildung*, etc., 3^e édition, p. 361, 364.

(2) Plus haut, p. 238.

(3) GILSON : Mémoire précédent, *passim*.

(4) Plus haut, p. 350 et 362.

reportés à des endroits variables, éloignés, ou rapprochés l'un de l'autre au point de se toucher au centre de la cellule FIG. 44. En général, la plaque est établie lorsque ces mouvements se font; il arrive cependant qu'elle ne se forme qu'après l'incurvation du fuseau, ainsi qu'on peut le voir sur la même FIG. 44.

A ce moment le cytoplasme a conservé l'aspect qu'il avait pendant la division, à part les asters qui ont habituellement disparu. On voit encore en particulier, dans les figures précitées, les vacuoles qui l'avaient creusé. Mais bientôt il passe à l'état de repos.

Ce retour est marqué⁽¹⁾ par plusieurs phénomènes : *a*) le passage du fuseau à l'état de cytoplasme ordinaire; *b*) la disparition des vacuoles, accompagnée d'un changement de forme et d'une diminution de volume de la cellule; *c*) la disparition éventuelle de l'étranglement commençant.

a) Après la reconstitution des noyaux — parfois déjà avant la formation de la membrane nucléaire, et même à partir de l'étape des couronnes polaires, FIG. 213, 184; bref, ici un peu plus tôt, là un peu plus tard, — les granules du cytoplasme se portent de nouveau, ou plutôt continuent⁽²⁾ à faire irruption dans le fuseau, mais cette fois pour ne plus se dissoudre; ils y conservent en effet leurs caractères et leur intégrité, FIG. 74 et 75, FIG. 150 à 155, etc., etc.

Cette introduction des granules amène des modifications sensibles dans l'aspect et la constitution du fuseau, surtout à ses extrémités. Tantôt, il est vrai, les filaments restent où ils étaient, mais souvent aussi ils sont comme détachés de force, arrachés des noyaux et rejetés dans le cytoplasme environnant, FIG. 88, 153 et 154, 163, 184, 213 à 215. La FIG. 213 indique que cette séparation peut se faire chez les myriapodes avant la reformation du nucléole. Le fuseau prend alors la forme d'un double entonnoir dont la plaque occupe le milieu de la partie rétrécie, qui demeure toujours moins chargée de granules, et dans laquelle les filaments seront encore visibles pendant très longtemps. Que les filaments du fuseau se détachent ou demeurent en place, ils sont bientôt plongés dans un enchylème granuleux, qui ne se distingue plus de l'enchylème cytoplasmique. Alors ils s'organisent en réticulum qui fait corps commun avec celui des asters. On peut suivre cette transformation sur les panorpès, mais surtout sur les lithobies. Nous avons essayé de rendre avec exactitude la formation du réticulum entre les filaments en éventail dans les FIG. 214 et 215. Elle

(1) Outre la reconstitution du réticulum ordinaire à l'aide des asters, phénomène qui a déjà été décrit p. 348.

(2) Voir plus haut, p. 342 et 350.

marche des sommets vers la plaque. On voit apparaître successivement entre les filaments des trabécules transversales ou obliques qui les relient. Ces trabécules se forment sur place; mais il serait impossible de dire si elles dérivent de la fusion des granules cytoplasmiques, ou bien du plasma hyalin dans lequel le fuseau est naturellement plongé avant l'irruption des granules, et dont on peut admettre qu'il renferme de la plastine, ou enfin si elles ne sont pas dues plutôt à des sortes d'expansions pseudopodiques des filaments fusoriaux eux-mêmes. Quoi qu'il en soit, tous les fils connectifs sont incorporés au réticulum plasmatique, et en forment la charpente principale à l'endroit où ils se trouvent; on peut en effet les suivre encore bien loin au sein du réticulum nouveau, dans lequel ils rayonnent à partir de la plaque. Ces détails s'aperçoivent sur des cellules fraîches, touchées seulement par les vapeurs d'acide osmique FIG. 215; mais ils se distinguent beaucoup mieux sur de pareilles cellules fixées davantage, et mises à macérer pendant une demi-heure ou une heure dans la liqueur digestive artificielle, afin d'atténuer les granules qui masquent les trabécules.

Ainsi le fuseau ne disparaît ni ne se dissout après la division; il persiste et sert à reconstituer le réticulum plastinien dans tout l'espace qu'il occupe. Nous avons donc raison d'affirmer que le noyau déverse, à chaque caryocinèse, une quantité notable de plastine dans le cytoplasme, et que « *le caryoplasma est restitué au cytoplasma dont il redevient une partie intégrante* (1). »

b) C'est ainsi que le cytoplasme retourne à l'état quiescent. Cependant un autre phénomène peut s'y manifester. Lorsque les vacuoles y existent, elles disparaissent. La cellule, jusque là distendue, revient alors sur elle-même, grâce à l'élasticité de sa membrane, peut-être bien aussi de son réticulum, et son volume s'amointrit. On peut suivre pas à pas ces transformations sur les cellules qui s'échappent de certains cystes, et qui sont destinées à devenir multinucléées pour former de nouveaux cystes, par exemple sur les cellules des FIG. 153 à 156 que nous avons reproduites à dessein. Ces figures sont communes chez les coléoptères et chez les araignées. La FIG. 154 est la première de la série : la cellule est allongée, gorgée d'eau, et son fuseau est recourbé en S. Dans les FIG. 153 et 155, elle revient sur elle-même; l'eau y diminue progressivement, et le fuseau est rejeté vers la périphérie par la contraction de la cellule. Enfin dans la FIG. 156 les vacuoles ont disparu totalement; la cellule, considérablement réduite, a repris la forme sphérique, un moment altérée par la turgescence de la caryocinèse,

(1) *Biologie*, p. 251.

et possède maintenant un protoplasme compact et homogène. La plaque nucléaire *pn*, avec les filaments qu'elle traverse, est seule visible encore au bord de la cellule. Bientôt ces derniers vestiges d'une division commencée disparaîtront, et l'observateur n'aura plus sous les yeux qu'une cellule binucléée.

c) Remarquons en passant que les cellules qui subissent ces transformations portent souvent des traces évidentes d'étranglement, ou d'inflexion de la membrane, comme si elles devaient incontinent se segmenter FIG. 74, 75, 111, etc. Le sillon qui se marque dans ces conditions demeure inefficace; il s'évanouit en effet sans laisser de traces de son existence. Il a déjà disparu dans la FIG. 76 et 185, dans lesquelles la plaque *pn* est encore visible; tandis qu'il persiste parfois jusqu'au moment où les deux nouveaux noyaux entrent en caryocinèse FIG. 34, 128 et 129, 140, mais il finit également par s'effacer à mesure que les noyaux se multiplient et que le cyste se développe.

Les cellules 76, 110, 156, 185, qui ont servi de point de départ à cette description, représentent donc des métrocytes qui deviennent multinucléées par la disparition de la plaque fusoriale. Les mêmes phénomènes se répètent aux caryocinèses suivantes, jusqu'au moment où la division endogène vient scinder le protoplasme en autant de cellules qu'il y a de noyaux. A ce moment nous avons parfois vu, dans le protoplasme interposé aux noyaux, des bandes sombres, simulant des plaques; mais l'opacité de ces sortes d'éléments en rend l'étude incertaine. A part ce détail, on voit que la formation des colonies testiculaires à l'aide d'une cellule-mère est calquée sur celle de l'endosperme dans le sac embryonnaire.

2° Ce n'est pas seulement la plaque fusoriale qui s'évanouit sans être utilisée; la plaque complétive peut subir le même sort. Mais il est beaucoup plus difficile de constater sa disparition, à cause de sa grande délicatesse. Il est rare en effet que ces sortes de plaques soient plus qu'une ébauche, et il n'est pas aisé de les suivre dans les cellules dont la segmentation ne se réalise point. Nous croyons cependant pouvoir conclure de nos observations sur l'*Harpalus griseus* et la *Steropus madida* à l'inutilisation de la plaque cytoplasmique. En effet nous avons remarqué plusieurs fois dans des cystes, dont les cellules devenaient multinucléées pour former elles-mêmes de nouveaux cystes, des cellules munies d'une plaque *pc*, comme celle de la FIG. 123, au milieu d'autres cellules semblables à celles des FIG. 126 et 156 dont la caryocinèse était terminée; qui étaient binucléées, par conséquent, et qui avaient dû porter des plaques comme leurs voisines. Qu'il nous soient permis, pour appuyer cette observation, d'en ajouter une seconde. Nous avons constaté également la disparition de la plaque *pc* dans un ver,

le *Distomum clavigerum*, FIG. 243a et b, au moment où les cellules testiculaires entrent en activité, pour se transformer en cellules binucléées. La plaque *pc* disparaît d'abord et assez tôt, tandis que la plaque *pn* se voit pendant longtemps au milieu du cytoplasme; on l'y distingue encore parfois lorsque les nouveaux noyaux entrent en caryocinèse.

B) Ainsi les plaques disparaissent pendant la multiplication des noyaux des cellules multinucléées; nous ajoutons qu'elles peuvent subir le même sort pendant la segmentation binaire.

Nous savons par le mémoire de GILSON, — et c'est là un nouveau point de rapprochement à établir avec la formation de l'endosperme végétal, — que les cellules issues par voie endogène peuvent se multiplier ensuite par segmentation binaire à l'intérieur des cystes. Or, il arrive assez souvent que la plaque fusoriale n'est pas utilisée pendant cette segmentation.

Lorsque l'étranglement est étroit et resserré, FIG. 73a et 196a, il est difficile, pour ne pas dire impossible, de voir ce qui se passe dans la plaque. Au moment où il vient toucher la plaque on constate bien encore l'existence de cette dernière au milieu du col, comme dans les figures précitées; mais, plus tard, oserait-on décider si la séparation des cellules se fait par la progression de l'étranglement ou par le dédoublement de la plaque(1)?

Il n'en est plus de même lorsque l'étranglement est largement ouvert, — soit naturellement soit à cause de l'allongement subi par la cellule, — FIG. 32, 148 à 152, 197 par exemple, car alors on peut observer ce qui se passe dans la gorge, et il est plus aisé de se prononcer sur le sort de la plaque. Or nous avons constaté assez souvent chez les arthropodes, mais principalement chez les phalangides, que c'est l'étranglement seul qui produit la division. On y trouve en effet des chapelets de cellules, comme celui de la FIG. 197, sur lesquels on peut suivre toutes les étapes de la disparition de la plaque par la progression du sillon séparateur, pendant l'amincissement du col. Elle n'est bientôt plus formée que par les parois de l'étranglement lui-même, parois qui sont très distinctes, et qui se continuent manifestement de part et d'autre avec les membranes cellulaires; ce sont ces parois qui se rompent en dernier lieu. Ajoutons qu'il n'est pas rare de voir la plaque prendre une direction oblique et tourmentée, ou de trouver ses boutons dérangés et reportés à de grandes distances les uns des autres; elle subit donc une dislocation complète pendant l'étirement de la gorge. Cette divi-

(1) Cette impossibilité est une des raisons qui nous ont fait dire plus haut qu'aucun des auteurs qui se sont occupés de la plaque chez les animaux, n'a prouvé que cette plaque servait à la division, car les exemples qu'ils ont allégués sont tous à étranglement serré.

sion reproduit exactement, à part la plaque qui n'existe pas, ce qui se passe si communément dans la segmentation des infusoires, des opalines, des paramécies, etc.; les deux moitiés fortement étirées ne se tiennent plus à la fin que par un fil long et ténu, appartenant à la cuticule même de ces êtres. L'étranglement des noyaux de la *Spirochona gemmipara* a plus de ressemblance encore avec celui de nos cellules, car il existe également dans ces noyaux une plaque fusoriale (1). Les figures de HERTWIG (2) montrent que cette plaque est disloquée au milieu du col étiré, et que la séparation des nouveaux noyaux est le fait exclusif du sillon équatorial. Il en est ainsi encore chez d'autres protistes dont le noyau présente une caryocinèse intérieure; la plaque du fuseau y est également disloquée par l'étranglement qui met fin à la division. La première fois que nous vîmes les cellules en chapelet, dont il vient d'être question, nous crûmes que les cols qui les relient étaient dus à la traction opérée par les aiguilles. Mais nous avons été forcé d'abandonner cette opinion, car ces cols se voient, chez les phalangides, à l'intérieur des cystes intacts et qui n'ont pas été soumis à la dissociation. Ce ne sont donc pas des produits artificiels.

Il résulte de cette discussion que dans certains cas, qui nous ont paru assez nombreux du reste, la plaque n'est pas utilisée dans la segmentation binaire. Nous allons voir cependant qu'il peut en être autrement.

III. La plaque est utilisée pour la division : elle se transforme en membrane permanente.

On peut admettre que les bandes obscures, dont nous avons signalé l'apparition entre les noyaux au sein du protoplasme des cellules multinucléées, servent, au même titre que les plaques de l'endosperme, à la formation des cellules par voie endogène; toutefois nous n'avons pu nous en assurer d'une manière suffisante.

Les plaques fusoriales ou complétives sont surtout utilisées dans la segmentation binaire.

1° Nous avons trouvé, un peu partout, des exemples plus ou moins probants de l'utilisation de la plaque. Les FIG. 147 à 151, tirées des coléoptères, donnent une idée exacte de ce que nous avons vu plus ou moins fréquemment dans divers groupes, dans les sauterelles et les arachnides en particulier. On peut y suivre aisément les limites du large sillon qui se marque à l'équateur des cellules, et constater qu'il s'arrête contre la plaque

(1) Voir plus haut, p. 373.

(2) R. HERTWIG : Jenaish. Zeitsch., 1877, PL. XII, FIG. 17 d, e, f.

fusoriale *pn*, épaisse et très apparente. Au milieu des ces figures, nous avons observé sur une dizaine de préparations la FIG. 152, mais sans profusion; une fois seulement nous en avons compté six parmi les nombreuses cellules provenant d'un cyste ouvert de la *Steropus madida*. C'est une de ces cellules qui a été reproduite dans la FIG 152; la plaque *pn*, distincte de l'étranglement, s'y est manifestement dédoublée en deux lamelles *j*, qui présentent encore les caractères granuleux de la plaque elle-même. Nous pensons que ce dédoublement se fait naturellement. On pourrait cependant l'attribuer au choc des aiguilles; mais, en admettant qu'il en soit ainsi, la régularité et la facilité avec lesquelles ce clivage se produit indiqueraient, semble-t-il, qu'il doit se réaliser normalement dans les cystes.

On trouve aussi des plaques dédoublées à l'intérieur des cellules-mères, FIG. 111. Les nodules portés par les lames de clivage, et par les filaments du fuseau qui y aboutissent, prouvent l'existence du dédoublement. Nous avons observé cette figure une dizaine de fois chez l'aphrophore, et deux fois seulement dans une araignée.

Mentionnons encore la FIG. 33 : ici les deux plaques se sont également dédoublées. Cette figure a été vue cinq ou six fois dans les sauterelles, et deux fois dans les panorpes sur des cellules analogues à celle de la FIG. 86, mais qui étaient au stade de la FIG. 88. On peut émettre à propos de toutes ces figures, l'observation qui a été faite relativement à la FIG. 152, au sujet de l'action présumée des aiguilles. Pour nous, nous les considérons comme l'expression d'un processus normal dont la turgescence serait le principal facteur. Il est à remarquer, en effet, que nous n'avons observé ces sortes de clivages que dans les cellules gorgées d'eau et creusées de grandes vacuoles, comme celles que nous avons reproduites dans les figures susmentionnées. Dans les FIG. 74, 75, 148, 150, 153, 194, 196 *b*, la pression intérieure a scindé le protoplasme en deux masses polaires distinctes, mais encore reliées par le fuseau; c'est elle aussi sans doute qui a produit la séparation plus complète qui se voit dans les FIG. 33 et 111, en déterminant en même temps le clivage des plaques fusoriales.

C'est grâce à ce clivage que la cellule de la FIG. 111 est devenue une cellule-mère renfermant deux cellules-filles, qui semblent être nées par voie endogénique. Il est possible que parfois l'étranglement *x* qu'elle porte s'achève et coupe la cellule en deux; il est possible aussi que dans certains cas semblables les deux masses plasmiques se refusionnent ensuite, comme nous avons vu que cela se fait graduellement dans les FIG. 152 à 156, et que la cellule-mère redevienne ainsi binucléée. Mais il est certain aussi pour nous

que ces masses peuvent rester indépendantes et continuer à se diviser de la même façon plus ou moins longtemps. La FIG. 112 marque la première de ces divisions; lorsqu'elle sera achevée, la cellule-mère renfermera quatre cellules-filles, blotties contre sa membrane et séparées par des vacuoles. Nous en avons vu qui avaient huit cellules périphériques, ordonnées en épithélium limitant une vaste cavité centrale, et reproduisant exactement la colonie figurée par GILSON⁽¹⁾, dans laquelle les cellules sont nées par voie endogénique.

Ces productions présentent tous les caractères de certaines colonies permanentes des diptères, signalés également par GILSON⁽²⁾; la plaque concourrait donc aussi d'une manière efficace à la formation de ces dernières. La cellule-mère au moment de sa division offre l'image de notre FIG. 266, c'est-à-dire qu'elle porte vraisemblablement une plaque bifurquée. La membrane cellulaire ne subit pas d'étranglement. Lorsque les branches de la plaque se sont transformées en membrane, et que les granules compris entre ces branches ont été résorbés, la cellule-mère est semblable à celle de la FIG. 245 *h* ou de la FIG. 216. Mais chez elle la portion membraneuse *y* ne disparaît pas. Pendant que les cellules grandissent, la membrane primitive se clive de part et d'autre de cette portion et bientôt les nouvelles cellules, ou celles qui en dérivent, deviennent libres à son intérieur, et simulent un cyste à formation endogénique. Le lecteur se rappelle sans doute la FIG. 281, et ce que nous en avons dit dans la plasmodiérèse acinétique p. 244.

2° Le groupe le plus intéressant, au point de vue de la transformation de la plaque en membrane permanente, est sans contredit celui des myriapodes.

On le sait par le mémoire qui précède⁽³⁾, la formation endogène fait défaut chez ces animaux; on n'y rencontre que la segmentation binaire. Or, cette division s'y pratique le plus souvent à l'aide de la plaque cellulaire; mais cette plaque y prend une part plus ou moins large, suivant le développement qu'elle acquiert.

On peut établir en thèse générale que la plaque nucléaire *pn* est utilisée pour la division; l'étranglement s'avance alors seulement jusqu'à elle, il ne va pas au-delà. Nous avons constaté ce fait un grand nombre de fois sur des cellules à large sillon, comme celle de la FIG. 217, et sur des colonies entières de semblables éléments⁽⁴⁾, où l'on pouvait suivre l'épaisse membrane cellulaire jusqu'au fond du col, surtout après une digestion légère.

(1) GILSON : l. c., Pl. 11, fig. 31.

(2) GILSON : l. c., p. 94 et 95.

(3) GILSON : l. c., p. 44

(4) GILSON représente une de ces colonies dans sa FIG. 7, PL. 1.

Lorsque la plaque complétive *pc* s'est établie, elle sert également à la formation de la membrane séparatrice. Il est rare, en effet, à en juger par nos observations, que l'étranglement progresse dans ce cas jusqu'au fuseau; il s'arrête aux abords de la plaque. Ce détail se voit avec le plus de netteté sur les colonies de cellules placées bout à bout; le fuseau s'y maintient longtemps encore après la formation définitive des cloisons, et il est aisé de constater qu'il est souvent débordé par ces dernières. On trouve toutes les transitions entre la colonie de notre FIG. 217 et celles où l'étranglement est à peine marqué, et où par conséquent la plaque s'étend à une distance beaucoup plus grande du fuseau. On obtiendrait de ces figures en supposant achevé, sur nos FIG. 210 et 211, le sillon qui commence à s'y dessiner.

Le lecteur aura remarqué, en parcourant le mémoire de GILSON, que les cloisons transversales des colonies se clivent avec le temps, ainsi du reste que les membranes cellulaires peuvent le faire généralement, et que toutes leurs cellules sont mises en liberté.

Dans les cas plus rares où la plaque *pc* s'avance en ligne droite jusqu'à la membrane cellulaire, FIG. 213 *b*, l'étranglement ne se forme pas, ou il demeure insignifiant; elle est donc utilisée intégralement et se transforme en cloison permanente sur tout le diamètre de la cellule.

Il en est généralement de même lorsque la plaque se bifurque à ses extrémités, FIG. 213 *c*, 215; la plaque, ainsi que ses arcs α , α' , s'affermissent et deviennent de véritables membranes. La FIG. 216 le prouve clairement. Nous avons dit plus haut (1), en parlant des cellules grassieuses, que dans le cas où les arcs subissent cette transformation, le protoplasme compris dans la zone triangulaire, désormais séparée des cellules, est digéré et résorbé peu à peu. Il en est de même ici; on voit dans la FIG. 216, en γ , les restes de ce protoplasme. Quant à la portion de la membrane de la cellule-mère, qui limite l'anneau extérieurement, γ' de la FIG. 216, elle subit le même sort chez les lithobies. Les nouvelles cellules en s'allongeant l'étirent de plus plus, puis elle s'évanouit. Nous avons remarqué assez souvent des cellules récemment divisées, et dont parfois le nucléole seul était reconstitué, sur lesquelles la portion γ' , fortement tendue, était devenue d'une minceur excessive. Sur d'autres cette portion avait disparu partiellement, soit d'un côté, soit à divers endroits séparés; sur d'autres enfin elle n'existait plus que sous la forme de lambeaux irréguliers, à peine visibles aux points de jonction des arcs avec la membrane primitive. Inutile d'ajouter que l'observateur ne peut plus saisir alors le moindre vestige du mode de division que nous venons d'esquisser; il n'a plus sous les yeux qu'une cellule qui s'est apparemment divisée par un simple étranglement, lequel en réalité n'a jamais existé.

(1) Voir p. 241.

La plupart des phénomènes que nous venons de décrire, on les retrouve à divers degrés chez les crustacés; seulement l'observation en est plus difficile, vu la petitesse relative des cellules. Nous y avons rencontré de petites colonies formées, comme chez les myriapodes, de deux à six, et même huit cellules, FIG. 252, 258, 265 à 267, dans lesquelles les plaques *pc*, plus ou moins développées, FIG. 251 et 252, se changent en cloisons transversales *m*, débordant le fuscau à divers degrés, FIG. 252, 265 et 267. Quand la plaque traverse toute la cellule, FIG. 245*f*, 251, on ne remarque pas d'étranglement au moment où la plaque est transformée en membrane brillante. Mais bientôt cette membrane se dédouble, à partir de la périphérie, pendant que les deux cellules s'arrondissent de plus en plus. Un pareil dédoublement simule un sillon, et reproduit l'aspect d'une cellule qui se divise par étranglement; on s'y tromperait si l'on n'était prévenu. Enfin les arcs, ou bifurcations de la plaque FIG. 266, peuvent également donner naissance à des membranes permanentes; la FIG. 245*h* le prouve suffisamment. Elle provient de la préparation qui avait subi une autodigestion, et dont nous avons déjà parlé. Les membranes intérieures *pc*, ont encore l'aspect granuleux des plaques, et la membrane cellulaire primitive n'a guère subi d'étranglement. Cette figure est identique avec la FIG. 266 de la squille et la FIG. 215 des lithobies; si l'anneau triangulaire y paraît vide, c'est que les granules plasmatiques, ont été digérés, comme ceux du caryoplasma des deux nouvelles cellules. Nous avons vu plusieurs figures semblables dans la préparation susmentionnée. La portion de la membrane primitive qui limite l'anneau extérieurement est sans doute destinée à disparaître, car les crustacés, pas plus que les chilopodes, ne possèdent de cystes testiculaires.

CONCLUSIONS

Les conclusions de ce chapitre sont faciles à formuler.

Le processus qui préside à la plasmodiérèse des cellules testiculaires, et des cellules animales en général, est multiple. Il se résume :

1° *Dans un étranglement pur et simple, sans ou avec la formation préalable d'une plaque qui est alors inutilisée.*

2° *Ou bien dans la participation exclusive d'une plaque cellulaire, fusoriale et complétive, l'étranglement faisant défaut ou restant inefficace;*

3° *Ou enfin dans la mise en œuvre simultanée d'un étranglement et d'une plaque, soit fusoriale seulement, soit fusoriale et complétive à divers degrés.*

Ces trois modes sont reliés par des transitions insensibles, et peuvent se rencontrer côte à côte dans un même testicule. On peut admettre que

leur emploi est déterminé, ou réglé, par la rapidité de la segmentation, ou le degré de précocité de l'apparition du sillon équatorial et de la plaque.

Ces résultats sont de nature à modifier notablement les idées reçues par la généralité des savants qui admettent, nous l'avons vu, que la division des cellules animales se fait seulement par étranglement. Ils montrent également que la description donnée par E. VAN BENEDEN (1) de la première segmentation de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* ne saurait être généralisée; elle ne se vérifie que dans un cas particulier, celui où l'étranglement s'avance jusqu'à la plaque équatoriale sans la dépasser.

4° *Lorsque la plaque cellulaire est complète, la plasmodiérèse des cellules animales est calquée sur celle des cellules végétales.*

5° *La plasmodiérèse cinétique des cellules testiculaires reproduit fidèlement la plasmodiérèse acinétique des cellules graisseuses.*

Avec cette différence naturellement que la plaque fusoriale fait défaut dans ces dernières; elle y est remplacée par la plaque cytoplasmatique qui s'y établit comme dans le sac embryonnaire de beaucoup de végétaux.

6° *Les colonies linéaires, — c'est-à-dire celles qui sont constituées par des cellules placées bout à bout, comme dans les myriapodes et les crustacés, — se forment par segmentation exogène et à l'aide d'une plaque, tantôt fusoriale, tantôt fusoriale et complétive à la fois, et le plus souvent avec le concours simultané d'un étranglement.*

La séparation des cellules s'y fait par le clivage progressif et centripète de la plaque de segmentation.

7° *Les cystes, — ou colonie des insectes et des arachnides, constituées par des cellules-filles renfermées dans la membrane de la cellule-mère, — se forment de deux manières :*

a) *Par division simultanée d'une cellule multinucléée en autant de cellules qu'elle renferme de noyaux.*

Cette division se fait très probablement à l'aide de plaques qui surgissent à la fois entre les noyaux dans le cytoplasme; les plaques fusoriales, apparues à chaque caryocinèse, faisant constamment retour au protoplasme ordinaire; et

b) *Par segmentation binaire, endogène (2) et successive, qui se fait*

(1) L. c., p. 563 et p. 602.

(2) Nous avons ainsi appelé (*Recherches anat. et phys. sur les Champignons*, 1870, p. 91) le mode de segmentation dans lequel la paroi solide et différenciée de la cellule-mère reste en dehors des cellules-filles sous la forme de membrane enveloppante, réservant le mot de segmentation *exogène* à la segmentation ordinaire, caractérisée en ce que cette paroi se retrouve tout entière dans les cellules-filles et continue à en faire partie intégrante : comme cela se pratique dans la formation des colonies linéaires des myriapodes et des crustacés, des chapelets de spores des mucédinées, etc.

à l'aide d'une plaque fusoriale et complétive; l'étranglement, lorsqu'il se marque, disparaît sans avoir été utilisé.

Les deux premières cellules deviennent alors libres à l'intérieur de la cellule-mère par le clivage de la plaque et le clivage complémentaire de la membrane primitive α , FIG. 281, ou, si l'on préfère, par la séparation de la membrane de MOHL des nouvelles cellules de la paroi enveloppante de la cellule-mère. Ces phénomènes sont identiques à ceux que nous avons décrits il y a longtemps dans les sporanges des *Thamnidium* et autres champignons (1).

TROISIÈME PARTIE.

RAPPORTS

ENTRE LES DEUX MODES DE DIVISION

Pour achever ce travail, il nous reste à jeter un coup-d'œil général sur les deux Parties qui le composent, la cytodiérèse acinétique et la cytodiérèse cinétique, la division directe et la division indirecte chez les arthropodes, afin d'en mieux saisir les analogies et les différences.

I. Caryodiérèse

En comparant les deux modes de division du noyau dans leurs termes extrêmes, on est frappé de l'abîme qui les sépare. D'un côté le noyau est remplacé par un fuseau puissant : sa membrane entre en résolution, son boyau subit la segmentation transversale et longitudinale et les éléments qui en résultent exécutent une série d'évolutions compliquées, donnant lieu à autant de figures successives différentes, et qui a pour but d'amener les deux moitiés de l'élément nucléinien dans un milieu nouveau où ils se reconstituent en noyaux nouveaux. Le cytoplasme entre lui-même en mouvement; les asters et les corpuscules polaires s'y dessinent avec une grande netteté. De l'autre le noyau s'étrangle dans sa partie médiane et se coupe en deux moitiés semblables à lui-même; aucun des phénomènes précédents ne se manifeste dans son intimité, et le cytoplasme conserve son repos apparent. On conçoit que les observateurs, frappés de ces différences profondes, aient songé à introduire une séparation radicale entre les deux procédés de caryocinèse. Mais en biologie cellulaire, bien plus encore que dans les autres branches des sciences, il faut se garder des déductions absolues, tant sont multiples et variables les causes internes et externes qui peuvent prendre part aux phénomènes de la cellule!

(1) *Recherches anat. et phys. etc.*, 1870; PL. IV, FIG. 4, etc.

En présence des données que la science possède aujourd'hui, on se demande volontiers si les différences que nous venons de signaler sont aussi tranchées qu'elles le paraissent. Déjà JOHOW (1) et SCHMITZ (2) ont cherché à atténuer ces différences. Ils considèrent les deux modes de division, non plus comme des processus hétérogènes, mais comme de simples modifications d'un même processus général, reliées entre elles par des transitions graduelles. STRASBURGER (3) s'est aujourd'hui rallié aux vues de ces savants. PFITZNER (4) rapproche également les deux modes de division, etc., etc.

Le lecteur aura remarqué que nous partageons les mêmes idées. Nous avons en effet consigné dans ce mémoire un assez grand nombre de faits qui donnent à cette manière d'envisager la division un appui solide. Nous posons aussi en thèse générale que les deux modes de caryodièrese ne sont pas fondamentalement distincts. Voici nos preuves :

1° Les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun ne paraît essentiel;

2° On trouve toutes les transitions entre la caryocinèse la mieux marquée et la division directe;

3° Celle-ci, à son tour, peut revêtir tous les caractères de la caryocinèse;

4° Les deux procédés ont la même valeur morphologique et physiologique.

1° *Les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun d'eux n'est essentiel.*

Cette assertion n'est que la conséquence logique des conclusions que nous avons formulées, p. 325 à 352, à la suite de nos observations. On trouverait en effet difficilement une phase, un détail de la caryocinèse qui soit fixe et immuable. Non seulement la plupart des phénomènes s'exécutent suivant des modes différents, et à des moments différents, mais chacun d'eux en particulier peut faire défaut. Depuis la scission de la forme pelotonnée jusqu'à la reconstitution du boyau nucléinien, et celle du boyau lui-même (5), il n'est aucune phase qui ne puisse être sautée impunément.

Cela est tellement vrai que celui qui voudrait déterminer les caractères essentiels de la caryocinèse pour en donner une définition exacte, entreprendrait une lourde tâche. Une seule chose ne manque : la séparation de

(1) JOHOW : Bot. Zeit., 1881, p. 746.

(2) FR. SCHMITZ : Sitzungsber. d. med. Gesellsch. etc., 13 juillet 1880.

(3) STRASBURGER : Archiv f. mik. Anat., t. XXI, 1882, p. 580 et sqq.

(4) PFITZNER : Zur morph. Bedeutung d. Zellk.; Morph. Jahrb., 1885

(5) Comme cela se voit chez les lithobies au moment de la formation des spermatozoïdes. — GILSON,

la partie nucléinienne en deux groupes distincts; tout le reste paraît accessoire en ce qui concerne le boyau, c'est-à-dire que les deux procédés de caryodiérèse se confondent dans leur note essentielle.

2° Aussi l'on rencontre toutes les formes intermédiaires entre la division cinétique et la division acinétique.

Donnons quelques détails à ce sujet :

A. Rappelons d'abord certains faits qu'il est aisé de constater sur les végétaux.

a) Les travaux de SCHMITZ, de STRASBURGER, de TREUB et de JOHOW⁽¹⁾ sur les characées nous ont révélé, dans cette famille, des dégradations insensibles dans les phénomènes de la division cinétique. Pendant la caryocinèse des cellules apicales, ou méristématiques, la membrane nucléaire s'efface, et les figures caryocinétiques se dessinent à divers degrés, suivant les espèces et peut-être suivant les circonstances. Ici le fuseau est indiqué, et la nucléine s'ordonne plus ou moins en plaque équatoriale; là le fuseau n'apparaît pas, et les lambeaux de nucléine, après leur scission, restent éparpillés sans ordre dans le noyau. Parfois enfin, tous les phénomènes de la caryocinèse se résument dans l'étranglement du noyau. Dans les cellules plus âgées, on ne rencontre plus traces de figures caryocinétiques; la division acinétique y est seule en jeu.

b) Les algues siphonnées, ces cellules géantes à noyaux innombrables, sont plus instructives encore, car les transitions qu'on y remarque entre les deux modes de division existent en même temps au sein d'une même cellule. Nous avons eu l'occasion, à Naples, de répéter les observations de SCHMITZ et de BERTHOLD sur les *Vallonia* et les *Codium*, et nous sommes arrivé aux mêmes résultats essentiels que ces savants. Sur les parties jeunes de la cellule on trouve des figures caryocinétiques plus ou moins achevées. Nous avons dit que nous avions rencontré des couronnes équatoriales à bâtonnets droits dans le *Codium bursaria*. Or, à côté des noyaux qui subissent ces phénomènes, il en est d'autres, et en grand nombre, surtout dans les parties vieilles de la cellule, qui s'étranglent et dans lesquels on ne remarque aucune modification sensible, c'est-à-dire qu'aucune figure caryocinétique n'y est plus indiquée. Sur certains noyaux, les deux moitiés étranglées sont reliées par un col hyalin et allongé, comme chez l'aphrophore FIG. 7, c, d, PL. I; tandis que sur d'autres elles sont séparées sur place et restent accolées, comme en d, FIG. 6 de la même planche.

(1) Voir JOHOW : Bot. Zeit., 1881, p. 730 à 737. — Item STRASBURGER ; Zellb. u. Zellth., 3^e édition, PL. XIII, FIG. 48 à 51.

B) Tous ces phénomènes se retrouvent chez les animaux.

a) On les constate d'abord sur certains protistes, multinucléées comme la *Vallania* et les *Codium*, sur les opalines par exemple. L'étude de la division nucléaire chez l'opaline de la grenouille est en effet pleine d'intérêt. La FIG. 6 de la PL. I marque quelques-unes des particularités que nous y avons observées. Sur cinq ou six individus, dont deux très jeunes et les autres plus âgés quoique peu volumineux encore, nous avons trouvé mélangés les deux modes de division. A côté des noyaux en cinèse intérieure, rappelant celle de l'*Actinopharium* et dont nous avons parlé plus haut, p. 357, FIG. 6a et b de la PL. I, il s'en trouvait beaucoup d'autres en voie de division acinétique, ainsi que l'a décrit ZELLER⁽¹⁾. Les uns portaient un col étiré, c; les autres s'étranglaient sur place et présentaient leurs moitiés contiguës, d. Ces phénomènes sont d'autant plus remarquables que l'on trouverait difficilement chez l'opaline une portion terminale, jeune et en voie d'accroissement, comme chez les siphonées.

b) Ce n'est point tout. De pareilles transitions se rencontrent dans les tissus ordinaires des animaux plus élevés. La preuve nous en est fournie par les pagures, les dromies et autres décapodes, ainsi que par l'écrevisse.

En comparant les FIG. 235 à 241 avec les FIG. 244 et 245, on voit que la caryocinèse typique chez les pagures s'altère insensiblement, dans certaines circonstances, jusqu'à se confondre avec la division directe. Ainsi dans la FIG. 244 le fil nucléinien s'oriente et se divise en tronçons; le fuseau existe encore, mais la membrane nucléaire n'entre pas en résolution, du moins elle persiste jusqu'aux dernières phases de la division. Sur la FIG. 245 il n'y a plus d'images caryocinétiques proprement dites; le noyau s'aplatit en bloc, et forme un disque qui rappelle la plaque équatoriale. Cette lame se divise ensuite en deux moitiés, à la façon d'un noyau ordinaire, par un véritable étranglement transversal. Le changement de forme du noyau est donc le seul phénomène qui distingue cette division de la segmentation acinétique la mieux caractérisée.

Nous avons rencontré des figures analogues dans plusieurs autres décapodes : témoins la FIG. 234 a, b, c qui provient de la *Dromia vulgaris*, p. 315 à 317.

Ainsi, avec l'âge, la caryocinèse peut passer insensiblement à la division directe. Il est possible qu'il en soit ainsi également suivant d'autres circonstances que l'on ne saurait encore déterminer.

D'un autre côté nous avons dit en parlant de l'*Astacus* que la caryoci-

(1) ZELLER : *Untersuch. üb. d. Fortpfl. u. Entwickl. d... Opalinen*; Zeits. f. wiss. Zool. t. XIX, 1877.

nèse n'arrive pas tout d'un coup à son apogée. On y rencontre d'abord l'étranglement typique du noyau au sommet des cæcums; bientôt cependant la caryocinèse apparaît. Mais, à en juger par plusieurs de nos préparations, elle commence par être en quelque sorte rudimentaire; en effet les premières figures sont intérieures FIG. 246 *x* et *y*, et elles sont beaucoup moins développées que ces belles couronnes qui vont leur succéder sans tarder FIG. 246 *d*. On dirait que la caryocinèse s'essaye avant de se montrer dans tout son éclat.

3° *On découvre dans les noyaux en voie de division acinétique divers changements, ou mouvements, qui rappellent ceux de la caryocinèse.*

Il est vrai sans doute que dans une foule de cas les éléments du noyau ne subissent aucune modification sensible pendant la division acinétique; nous avons nous-même appelé plus d'une fois l'attention du lecteur sur cette immobilité apparente du noyau dans la première partie de ce mémoire. Mais cette immobilité n'est pas générale.

D'abord on peut voir dans le noyau une sorte de fuseau plastinien plus ou moins développé.

Qu'on nous permette de rappeler ici la FIG. 102 de notre *Biologie*, qui est si démonstrative à cause des dimensions mêmes des éléments qu'elle représente. Le fuseau de la vésicule germinative en voie d'étranglement saute aux yeux de l'observateur le moins attentif. Nous connaissons le fuseau de filaments parallèles qui relie les deux moitiés du noyau de l'aphrophore PL. I, FIG. 7*c*. De pareils filaments se voient entre les deux portions nucléinifères du noyau des vorticelles en division. BÜTSCHLI représente aussi, à notre avis, un fuseau très marqué dans un noyau de *Stylonichia mytilus* en voie d'étranglement pendant la conjugaison(1). Les FIG. II A, II B, IV et V de LAYDOWSKI (2), représentant la division directe des leucocytes, portent aussi l'indication du fuseau dont nous parlons, bien que l'auteur lui-même, à tort selon nous, ne voie dans les filaments qu'un étirement des nucléoles, c'est-à-dire, pour parler plus exactement, de la portion nucléinienne. Mais ce fuseau est bien plus frappant dans les noyaux des cellules musculaires de l'hydrophile; celui que nous représentons dans la FIG. 268 *b* simule, à s'y méprendre, un fuseau caryocinétique à son début.

Ensuite l'élément nucléinien subit lui-même des changements remarquables.

Ces changements se constatent aisément sur le noyau des infusoires qui,

(1) BÜTSCHLI; I. c. PL. XII, FIG. 9.

(2) LAYDOWSKI: Virschow's Archiv, 1884, Heft I, PL. V.

on le sait, se divise généralement par étranglement. Au moment de la division le filament nucléinien s'y épaissit, sans doute en se raccourcissant; il devient plus visible et plus sensible au vert de méthyle, et ses anses s'orientent grossièrement en prenant une disposition parallèle. BÜTSCHLI (1) et BALBIANI (2) ont déjà remarqué cette orientation, le premier sur le *Paramœcium bursaria*, les *Stylonichia*, etc., le second sur divers infusoires. Ces phénomènes nous ont frappé également chez les vorticelles en division (3). Pendant la contraction subite qu'éprouve d'abord leur noyau, le filament nucléinien s'épaissit notablement, et ses nombreuses circonvolutions s'ordonnent parallèlement à l'axe organique; en même temps il se colore intensément.

Dans tous les cas semblables il y a donc un certain mouvement qui se manifeste dans l'intimité du noyau, un commencement de cinèse, peut-on dire.

Mais ces mouvements sont parfois beaucoup plus accentués. Prenons pour exemple la *Spirochona gemmipara*, espèce sur laquelle nous avons fait quelques observations à la suite de R. HERTWIG (4) et de BALBIANI.

Le noyau de la *Spirochona* a ceci de remarquable que le filament nucléinien est localisé à l'un de ses pôles organiques, où il forme la portion granuleuse des auteurs précités(5); l'autre pôle est occupé par un nucléole mixte. En effet, ce nucléole est une masse plastino-albuminoïde renfermant une sphérule centrale de nucléine(6), et identique avec ceux de notre FIG. 10, PL. I. Il n'est donc rien moins qu'une vacuole munie d'un nucléole, comme l'affirme BALBIANI(7). Au moment de la division la partie plasmatique du nucléole se liquéfie; quant au module nucléinien, il reste en place, en se déroulant parfois, et il est incorporé à l'élément nucléinien. Bientôt, en effet, le boyau se déploie en envahissant peu à peu l'espace occupé par le nucléole, et se répand ainsi dans tout le noyau. Alors ses circonvolutions se parallélisent, et prennent par conséquent une position rayonnante aux deux pôles. A ce moment le noyau présente exactement l'aspect de ceux des arthropodes aux premiers stades de la division, FIG. 101, 195 a par exemple, mais il s'allonge immédiatement et s'étrangle, en même temps que les anses parallèles se coupent à l'équateur et se retirent vers les pôles.

(1) BÜTSCHLI : l. c. PL. IX, FIG. 6, PL. XI, FIG. 1 et 2 et PL. XV, FIG. 5 et 6.

(2) BALBIANI : *Leçons faites au Collège de France*; Pellet., t. V, p. 359.

(3) *Biologie cellulaire*, FIG. 62, 133, 69.

(4) R. HERTWIG : *Jenais. Zeitsch.*, t. XI, p. 149, 1877.

(5) Les granules de cette portion du noyau ne sont en effet que les renflements du mince filament nucléinien, dont les circonvolutions, à l'état de repos, sont d'ailleurs grossièrement orientées suivant l'axe du noyau.

(6) BALBIANI a bien vu que cette masse centrale est formée de substance chromatique. (PELLET, t. V, p. 403). Nous ferons remarquer que ce nodule nucléinien manque dans certains noyaux; le nucléole devient alors un nucléole plasmatique ordinaire.

(7) BALBIANI : PELLET, t. V, p. 402.

La portion médiane est alors exclusivement formée de caryoplasma qui se strie longitudinalement, et prend la forme d'un fuseau, au milieu duquel apparaît une plaque nucléaire. En s'étirant, cette portion finit par se rompre. Pendant que ces phénomènes s'exécutent, ici un peu plus tôt, là un peu plus tard, l'enchylème nucléaire s'accumule insensiblement aux deux pôles pour y reformer les nucléoles des nouveaux noyaux. A mesure qu'il grandit, le nucléole repousse les anses nucléiniennes et les refoule vers l'autre pôle; il est probable que l'une ou l'autre portion de ces dernières est enrobée par le dépôt successif de plasma, et constitue le nodule central du nucléole⁽¹⁾. La division du noyau de la *Spirochona gemmipara* est donc des plus remarquables. Bien qu'elle se fasse par étranglement, de nombreux changements se manifestent au sein du noyau : le nucléole se dissout et se refait, la forme pelotonnée parallèle y est nettement dessinée, le fuseau se développe et porte même une plaque cellulaire⁽²⁾; en définitive, si les anses parallèles, se rétractaient sur leur filament pour former une couronne équatoriale, avant de se couper transversalement en deux moitiés, on aurait affaire à une caryocinèse proprement dite. Cette différence elle-même s'efface chez d'autres protistes. Nous avons vu en effet au § IV de nos conclusions que, tout en restant intérieure, la caryocinèse est complète en plusieurs de ces êtres, et que l'on peut même y rencontrer la caryocinèse totale, c'est-à-dire la caryocinèse qui est accompagnée de la résolution de la membrane nucléaire.

Il résulte de ce court exposé que l'on rencontre dans les noyaux en division acinétique, toutes les modifications de la division cinétique, ou, en d'autres termes, que l'on trouve toutes les transitions entre l'étranglement le plus brutal et la caryocinèse la plus parfaite.

Enfin il est un dernier rapprochement que l'on peut établir entre les deux modes de division :

4° *Ils ont*, avons-nous dit, *la même valeur morphologique et physiologique.*

En effet ils peuvent se remplacer mutuellement, même lorsqu'on les considère dans ce qu'ils ont de plus typique. Pendant le développement de l'hydrophile, il est des cellules qui se multiplient par voie directe, et dont cependant les destinées ne paraissent nullement compromises. Cette substitution est surtout frappante pendant l'évolution des cellules

(1) On voit que notre description diffère notablement de celle des auteurs précités; nous ne nous arrêtons pas sur ces différences, notre but étant uniquement de montrer les modifications que peut subir un noyau en voie d'étranglement.

(2) Voir plus haut, p. 373.

spermatiques des arthropodes. Si les cellules se multiplient généralement par caryocinèse chez les insectes, les arachnides et les myriapodes, il n'en est pas toujours de même chez les crustacés. Chez ces derniers, en effet, les deux modes de division peuvent se mêler ou alterner, et c'est tantôt l'un, tantôt l'autre qui acquiert la prédominance. Le lecteur se rappelle ce que nous avons dit à ce sujet aux p. 222 et 228. Cependant, quel que soit le mode employé, les cellules possèdent rigoureusement la même valeur morphologique et physiologique. Les cellules spermatiques des *Oniscus*, des *Idotea* et autres édriophthalmes, certaines cellules des pagures, des dromies et autres décapodes, donnent naissance à des spermatozoïdes parfaitement conformés, et doués sans doute du pouvoir de fécondation, tout aussi bien que celles qui doivent leur naissance à une caryocinèse typique. A ce nouveau point de vue la division cinétique et la division acinétique sont donc aussi identiques.

But de la caryocinèse.

Nous prévoyons une objection. S'il en est ainsi, nous dira-t-on, à quoi bon la caryocinèse? Pourquoi ces évolutions multiples des bâtonnets? Pourquoi cette transformation du caryoplasma en fuseau, cette production des asters et des corpuscules polaires? puisqu'un simple étranglement eût joué le même rôle, et produit les mêmes effets. Ne faut-il donc voir dans cette série de mouvements compliqués qu'un jeu puéril de la nature, sans but comme sans portée?

Loin de nous la pensée de tirer une pareille conclusion des données précédentes; un phénomène aussi considérable que la cinèse doit avoir sa raison d'être.

Le but de la division cinétique nous paraît multiple :

- a) Elle rend plus facilement et plus sûrement la cellule dicentrique;
- b) Elle assure le partage de l'élément nucléinien en deux portions égales;
- c) Elle rend possible la régénération totale du noyau;
- d) Elle enrichit le protoplasme en plastine.

Un mot sur chacune de ces utilités de la caryocinèse, auxquelles nous avons déjà du reste touché antérieurement.

a) Certes, la division acinétique peut rendre la cellule dicentrique quand les deux moitiés du noyau s'éloignent considérablement l'une de l'autre par l'étirement du col qui les réunit, *d* et γ FIG. 7, PL. I; mais il n'en est plus de même lorsque, ce qui est fréquent, les deux moitiés restent contiguës. Elles s'éloignent alors lentement, et séparément, chacune de

son côté; elles n'agissent donc plus sur le réticulum avec ensemble, ni dans une direction déterminée, pour le refouler d'une manière régulière sur deux points opposés, d'où il peut s'irradier autour du noyau, centre des nouvelles cellules.

Pendant la caryocinèse cette disposition radiale du réticulum se marque tout naturellement aux endroits voulus. Elle est produite par les asters (1), toujours situés aux extrémités du fuseau et près des pôles, à l'endroit où les noyaux se reconstituent. Ceux-ci se trouvent donc placés, pour ainsi dire nécessairement, dans le voisinage immédiat ou même au centre des rayons, c'est-à-dire au centre du réticulum des nouvelles cellules.

b) L'égalité du partage du filament nucléinien n'est pas assurée par la segmentation acinétique. Pour qu'elle le fût, il serait d'abord nécessaire que le noyau s'étranglât toujours rigoureusement à l'équateur. Or, si ce cas se présente, on rencontre bien plus communément des noyaux qui se divisent en portions très inégales et irrégulières. Il faudrait supposer en outre que l'étranglement coupe le boyau tortillé en deux portions identiques. On conçoit que cette condition ne se réalise que fortuitement. Il en est tout autrement dans la caryocinèse. Tous les phénomènes qui concernent le boyau semblent avoir pour but unique de rendre les deux moitiés nucléiniennes aussi égales que possible. Le boyau se scinde en tronçons pairs et d'égale longueur, ils se porte ensuite à l'équateur pour qu'ils puissent s'y partager en deux lots égaux : soit en descendant alternativement vers chaque pôle, soit en se divisant transversalement ou longitudinalement en deux moitiés, dont chacune est destinée à un pôle différent et, par conséquent, à un noyau différent. Sans la scission de la forme pelotonnée et sans l'accumulation de tous les bâtonnets à l'équateur, un partage aussi rigoureux serait difficile, pour ne pas dire impossible. C'est dans ce partage même qu'il faut chercher la raison d'être de toutes les figures caryocinétiques; les filaments du fuseau ne sont eux-mêmes que les fils conducteurs des bâtonnets, réglant leur marche et permettant à chacun d'eux d'arriver sûrement à destination. Mécanisme merveilleux dans un atome!... pour assurer l'égalité des nouveaux noyaux et, à parler d'une manière générale, des nouvelles cellules.

Le boyau possède une certaine autonomie; il peut se multiplier au même titre que le noyau et la cellule. C'est la division longitudinale qui opère cette multiplication, car elle seule donne naissance à deux boyaux parfaitement

1) Lorsque les asters ne sont pas dessinés, il convient d'admettre également que le réticulum est modifié de la même manière, ne fût-ce que par l'expansion du fuseau qui doit y produire à elle seule, et mécaniquement, les mêmes modifications que chez l'aphrophore, ♂ et ♀ FIG. 7.

égaux et semblables au premier. Or, on concevrait difficilement que le boyau enrobé dans le stroma plastinien, puisse se segmenter d'un coup et uniformément dans toute sa longueur. Et puis, à quoi servirait cette division, les deux moitiés ne pouvant dans ces conditions se dégager l'une de l'autre? Aussi n'a-t-elle jamais été observée pendant la période de repos. La cinèse obvie à ces inconvénients. Mais pour obtenir tout son effet la division doit s'achever à l'équateur, c'est-à-dire dans la couronne. C'est alors seulement que les moitiés correspondantes de chaque bâtonnet (1) peuvent se rendre à un pôle, et s'y souder pour reconstituer deux nouveaux noyaux identiques à ceux que l'on obtiendrait par la simple division du boyau tout entier en deux moitiés continues, et destinées chacune à un noyau différent. L'avantage de cette segmentation particulière est patent: il partage le boyau en deux portions rigoureusement égales, beaucoup plus égales que lors de la dislocation sans division, ou même de la division transversale, car, dans ces deux modes, les bâtonnets qui se rendent à chaque pôle pouvant avoir des longueurs différentes, les noyaux qui en résultent ne sont pas nécessairement égaux. A ce point de vue on peut dire que la division longitudinale équatoriale représente le point culminant de la division cinétique. Mais le but de la cinèse, c'est-à-dire le partage égal de l'élément nucléinien, est suffisamment assuré par la division transversale et même par la dislocation pure et simple de la couronne, pour qu'on ne puisse affirmer que la division longitudinale est un phénomène nécessaire, et par conséquent d'une existence générale. Quoi qu'il en soit, la caryocinèse, envisagée dans son ensemble, présente cet immense avantage qu'elle détermine le partage du boyau en deux portions égales, et par suite celui du noyau et de la cellule-mère en deux éléments identiques. Chose très importante pour assurer la marche régulière du développement embryonnaire, et la formation normale des tissus et des organes.

c. La régénération du noyau a été décrite précédemment. Dans la caryocinèse typique il n'y a qu'un seul élément du noyau qui se maintient, c'est l'élément nucléinien; tous les autres, membrane et caryoplasma, disparaissent dans le fuseau, et finalement dans le cytoplasme. Il en est de même de tous les principes chimiques de désassimilation et autres qu'il pourrait renfermer, et qui nuiraient peut-être à son fonctionnement. L'élément nucléinien prend lui-même aux pôles tous éléments nouveaux, le noyau est donc régénéré.

Cette régénération n'est assurée et ne peut se faire promptement que dans la caryocinèse totale. Lorsque celle-ci est incomplète, ou que le noyau

(1) C'est à HEUSER, (Bot. Centralblatt, 1884, n° 1 à 5) que revient le mérite d'avoir constaté ce fait, que chacune des moitiés se rend à un pôle différent.

se divise par caryosténose, elle est en effet beaucoup plus difficile, car alors le noyau ne se nourrit, et ne déverse ses produits que par voie d'échanges osmotiques. Il en résulte que la vitalité du noyau doit être plus grande après a cinèse parfaite qu'après les autres modes de division.

d. Enfin la cinèse totale enrichit le protoplasme en plastine.

En effet le fuseau devient alors une partie constituante du réticulum des nouvelles cellules, p. 385. Ce fait nous paraît certain.

N'y aurait-il pas lieu en outre de se demander si le noyau ne possède pas, parmi ses fonctions, celle de concourir à l'élaboration des substances plastiniennes.

Nous nous sommes déjà posé ailleurs cette question⁽¹⁾. La nucléine soluble de MIESCHER, écrivions-nous, ne se transformerait-elle pas en nucléine insoluble, qui présente tant d'analogie avec la plastine de REINKE et avec les substances élastiques? et nous avons mentionné quelques faits qui semblent plaider en faveur d'une réponse affirmative. Nous avons en même temps appelé l'attention ⁽²⁾ sur ce fait assez singulier, qu'il est impossible de déceler par les réactifs la présence de la nucléine sur les spermatozoïdes de *Lithobius*, aussitôt après leur formation, et, un peu plus tard, sur ceux de divers insectes. La nucléine pourrait bien aussi subir une transformation dans le nucléole des œufs pendant leur développement. Cependant, malgré les nombreuses expériences que nous avons faites à l'aide de digestions artificielles et de dissolvants de la nucléine, nous ne sommes pas encore à même de nous prononcer catégoriquement sur ce point délicat ⁽³⁾.

(1) *Biologie*, p. 208—210.

(2) *Biologie*, 227.

(3) Ces expériences sont accompagnées de grandes difficultés. A parler d'une manière très générale, il n'est pas difficile de s'assurer que la liqueur digestive artificielle fait disparaître une portion variable du nucléole de divers œufs, ni de constater que tous les dissolvants de la nucléine en enlèvent, à leur tour, une portion notable, voire même la totalité, soit avant, soit après la digestion. Le résidu laissé en place par les dissolvants de la nucléine est plus ou moins abondant, plus ou moins granuleux et fibrillaire, et souvent entouré d'une membranule résistante. Mais d'où vient ce résidu? d'où vient la portion qui se digère? Voilà le point difficile à élucider.

Nous avons vu en effet, p. 203 et 204, 207 et 208, que les nucléoles des œufs représentent l'élément nucléinien, souvent modifié dans sa forme et sa distribution à l'intérieur du noyau; les nucléoles plasmatiques véritables sont aussi rares dans les œufs que dans les cellules testiculaires (p. 207). Suivant les particularités que présente leur mode de formation (p. 203, etc), on devra y retrouver des débris, des tronçons de l'étui plasmique, ou le boyau tout entier. En outre une portion, plus ou moins notable du caryoplasma pourra s'y trouver enrobée, ou enclavée entre les anses. Ensuite ces nucléoles, lorsqu'ils s'entourent d'une membrane, représentent des noyaux en miniature, ou des nucléoles-noyaux semblables à ceux des lithobies; ils pourraient donc absorber du plasma extérieure, ou, peut-être même, en élaborer.

Enfin il n'est pas aisé de s'assurer si la quantité de nucléine diminue dans les nucléoles après leur achèvement. Elle ne nous semble pas augmenter, mais nous n'oserions encore affirmer qu'elle diminue d'une manière sensible. Nous pourrions revenir sur ces détails, lorsque nos expériences seront terminées.

Remarquons d'ailleurs que la transformation de la nucléine soluble en nucléine insoluble ne peut se faire par simple changement isomérique, ou par simple déshydratation, car les substances protéiques réfractaires ont une composition beaucoup plus simple que la nucléine, et ne renferment pas de phosphore. Un dédoublement doit donc intervenir. D'après KOSSEL(1), la nucléine extraite des tissus se scinderait en substances protéiques, acide phosphorique et hypoxanthine. Malheureusement la nature chimique de ces substances protéiques ne nous paraît pas avoir été suffisamment élucidée par ce chimiste. Peut-être se trouve-t-il parmi elles des albuminoïdes particuliers, destinés à fournir directement la plastine. Mais nous admettrions plus volontiers qu'elles sont accompagnées d'un ferment particulier au noyau, destiné à les transformer, ainsi que les albuminoïdes ordinaires de la cellule, en substances plastiniennes. C'est d'un semblable ferment que nous avons voulu parler aux divers endroits de ce mémoire, où il a été question de la fusion des granules albuminoïdes du noyau ou du protoplasme, et de leur transformation en corps hyalins et plus réfractaires, soit à l'état quiescent, soit surtout à l'état cinétique.

On peut admettre, en effet, qu'un dédoublement analogue à celui dont parle KOSSEL se fait naturellement dans le boyau, car il paraîtrait assez extraordinaire que l'élément nucléinien, dont l'importance est si grande, ne fût pas soumis à la désassimilation, aussi bien que les autres éléments organisés de la cellule, quoique peut-être cette désassimilation se fasse avec plus de lenteur(2). Il ne serait donc pas impossible que le noyau au repos ou en caryosténose déversât dans le cytoplasme, à travers sa membrane, un ferment capable de produire de la plastine, de nourrir et de fortifier le réticulum. Mais rien, dans les cellules ordinaires(3), n'indique cette action d'une manière sensible. On peut admettre que la plus grande quantité de ce ferment s'accumule plutôt dans le noyau jusqu'à la cinèse. Pendant la caryocinèse intérieure, les échanges sont déjà plus faciles, surtout aux pôles, parce que la membrane nucléaire s'imbibe et se ramollit; l'influence

(1) KOSSEL : *Untersuch. üb. die Nucleine u. ihre Spaltungsprod.*; Strasb., 1881.

(2) Les expériences de KOSSEL sur des animaux affamés (*Zeits. f. phys. Chemie*, t VII, 1883), et celles de ZACHARIAS sur les feuilles automnales (*Bot. Zeit* 1883, p. 215), semblent indiquer que la quantité de nucléine varie peu dans ces circonstances. On pourrait peut-être conclure de là quelle est moins sujette que les albuminoïdes à se dédoubler, ou à se désassimiler; cependant pour que cette conclusion fût légitime, il faudrait prouver qu'elle ne se reforme pas constamment à l'aide des albuminoïdes, etc. du protoplasme.

(3) Il n'en est peut-être pas de même dans toutes les cellules. Ainsi c'est à l'action d'un ferment semblable que nous sommes enclin à attribuer la transformation des albuminoïdes en plastine dans les cellules spermatisques pendant l'élaboration du spermatozoïde. En effet, lorsque celui-ci est achevé, il est pour ainsi dire formé exclusivement, dans la grande majorité des cas du moins, de substances plastiniennes (queue, cils, enveloppe de la tête), et de nucléine (intérieur de la tête), ainsi que nous l'avons dit dans notre *Biologie*, p. 225 et 226.

du ferment se marque par la production des asters et des corpuscules polaires, ainsi que cela a lieu par exemple chez l'écrevisse FIG. 246 x et y, dans ces sortes de divisions. Mais c'est surtout pendant la cinèse totale, après la résolution de la membrane nucléaire, que cette action peut se faire sentir dans le cytoplasme comme à l'intérieur du noyau; nous avons vu en effet que la quantité de plastine augmente dans le fuseau des cellules végétales et animales⁽¹⁾, par la transformation des granules cytoplasmiques qui y pénètrent, et que la cellule dans son ensemble, ou du moins sur une zone variable d'étendue à partir du fuseau, devient souvent plus hyaline et plus homogène. Nous admettrions sans peine qu'il se forme alors dans le cytoplasme des substances destinées à devenir de la plastine, soit directement, soit après avoir été incorporées aux asters p. 366, et à contribuer ainsi à la formation du réticulum des nouvelles cellules. A ce point de vue encore la caryocinèse totale serait d'une grande utilité, car n'oublions pas que le réticulum joue un rôle essentiel, et que par conséquent les cellules-filles doivent en être abondamment pourvues sous peine de dégénérer.

Tels sont, à notre avis les divers avantages de la caryocinèse. Ils sont considérables; l'emploi fréquent de ce mode de caryocinèse ne doit donc pas nous étonner. La perfection de la division est atteinte dans la mesure suivant laquelle ces avantages sont réalisés. La caryocinèse totale l'emporte sur la caryocinèse intérieure, parce que l'influence du noyau peut se faire sentir plus largement sur le cytoplasme, et que le noyau peut se régénérer. Celle-ci l'emporte à son tour sur la caryosténose; en effet, grâce aux figures caryocinétiques, le partage de l'élément nucléinien en deux portions égales est assuré, comme dans la caryocinèse totale. Quant à la caryocinèse en elle-même elle est d'autant plus parfaite que les nouveaux centres sont plus achevés, c'est-à-dire en dernière analyse et pour parler d'une manière très générale, que les asters sont plus développés et mieux ordonnés par rapport aux nouveaux noyaux. Elle est d'autant plus parfaite surtout que l'égalité des deux portions nucléiniennes est obtenue plus rigoureusement. Toutes choses égales d'ailleurs, la cinèse accompagnée de division longitudinale équatoriale représente certainement le degré le plus élevé de la division.

(1) Le lecteur se rappelle la note (2) de la p. 197, qui a trait à la plastine. Nous ne prétendons pas d'ailleurs que tout le fuseau est formé par des plastines. D'abord nous ignorons si le plasma interposé aux filaments renferme de ces substances, ou des corps qui peuvent leur donner naissance. Ensuite il se peut que les filaments eux-mêmes contiennent d'autres principes à côté d'elles. Mais, lorsqu'on met à digérer des cellules d'arthropodes en division, le fuseau se maintient, en général, au même titre que les asters. Après 12 heures de digestion, à la température de 40°, ceux de l'*Astacus*, par exemple, demeurent aussi visibles qu'auparavant, sur des préparations entières, préalablement fixées par l'acide osmique pour empêcher la dislocation des éléments. On se souvient sans doute que le fuseau s'était observé aussi bien que les asters dans les cellules de pagure qui auraient subi une autodigestion, FIG. 245 g et g'. Nous reprendrons sous peu ce sujet dans le second fascicule de la *Biologie*.

II. Plasmodiérèse.

Les phénomènes de la plasmodiérèse sont encore moins différents dans les deux modes de division que ceux de la caryodiérèse.

1° Nous avons vu p. 229, FIG. 7, PL. I, que l'étranglement du noyau peut déterminer, tout aussi bien que les asters de la caryocinèse, la production de nouveaux centres dans le cytoplasme, qu'il peut rendre par conséquent la cellule dicentrique.

2° Quant à la division même du cytoplasme, elle se fait lors de la division directe, tantôt par étranglement, tantôt à l'aide d'une plaque cellulaire, totale ou partielle, et cela dans les deux règnes p. 226 à 230, 237 à 244, FIG. 269 à 290; elle est donc de tous points identique à celle qui se fait à la suite de la caryocinèse p. 375 à 390. Sans avoir assisté à la division préalable du noyau, il serait de toute impossibilité de dire quelle sorte de plasmodiérèse on a sous les yeux.

Ces faits nombreux prouvent surabondamment notre thèse : il n'y a aucune différence *essentielle* entre les deux sortes de division. La division cinétique et la division acinétique sont deux modes d'un même processus général, de la *cytodiérèse*.

III. Cytodiérèse.

En effet, si l'on juge utile d'employer un mot particulier pour désigner la division en général, le mot *cytodiérèse*, proposé par HENNEGUY (1), nous paraît heureusement choisi. Pour être conséquent, il fallait trouver des expressions correspondantes pour désigner la division du noyau et la division du protoplasme; c'est pourquoi nous nous sommes permis d'employer dans ce mémoire les mots *caryodiérèse* et *plasmodiérèse*, qui s'indiquaient d'eux mêmes, et se comprennent sans peine, pour marquer les deux phénomènes distincts et indépendants de la cytodiérèse.

1° La *caryodiérèse* est complexe et variable dans ses allures. Convient-il de donner un nom aux diverses modifications qu'elle présente? Il semble que non. Car où s'arrêter si l'on entre dans cette voie? Et puis à quoi bon cette multiplicité de termes techniques qui, ne s'appliquant généralement qu'au cas particulier étudié par leur inventeur, tombent aussitôt en désuétude? Ils ne font qu'encombrer la littérature scientifique. Le langage ordinaire suffit pour désigner toutes les nuances qui seront remarquées. Il convient tout au plus de nommer les principales étapes, les grandes modalités du phénomène.

(1) HENNEGUY : *Note sur la div. cellul , ou cytodiérèse*; Congrès de la Rochelle, 1882, tiré à part, p. 6.

On s'est servi jusqu'ici des termes : *division indirecte* et *division directe*, proposés par FLEMMING pour désigner les deux types présumés des caryodiérèse : la division avec figures caryocinétiques et la division par étranglement. Ces termes nous paraissent aujourd'hui fautifs, ou du moins mal définis, car, nous l'avons vu, il existe toute une catégorie de divisions cinétiques qui s'accompagnent d'un étranglement véritable; ces sortes de divisions seraient donc à la fois directes et indirectes, c'est-à-dire que ces termes perdent ici toute signification. Pour continuer à s'en servir, il faut en fixer le sens d'une manière plus précise, en restreignant la portée du terme : *division directe*. Il faudrait l'appliquer seulement, comme nous l'avons fait généralement dans ce mémoire, aux divisions par *simple* étranglement, c'est-à-dire aux divisions qui ne sont accompagnées d'aucune modification intérieure du noyau. La division indirecte comprendrait alors toutes les divisions cinétiques *avec*, aussi bien que *sans* étranglement final du noyau. Ne serait-il pas plus simple et plus élégant de dire : *division cinétique* et *division acinétique cinèse* ou *sténose*? Ces expressions auraient en outre le mérite de n'exiger plus de définition pour être comprises.

Le mot *caryocinèse*, créé par SCHLEICHER, nous paraît bien choisi pour désigner la *division cinétique* du noyau; il cadre parfaitement avec le terme plus général de caryodiérèse. Si l'on désirait user d'un terme technique correspondant pour marquer la *division acinétique* du noyau, on pourrait se servir convenablement du mot *caryosténose* ou *caryensténose*, qui signifie étranglement pur et simple.

La caryodiérèse comprendrait donc deux termes : la caryocinèse et la caryosténose.

Cette distinction générale ne suffit plus aux besoins du langage scientifique. Il conviendrait, selon nous, de marquer d'une manière spéciale deux étapes dans la caryocinèse : la caryocinèse *totale*, et la caryocinèse *partielle* ou *intérieure*.

En effet, parmi les nombreuses modifications qui se remarquent dans la caryocinèse, envisagée d'une façon générale, il en est une qui nous paraît beaucoup plus importante que les autres : nous voulons parler du maintien ou de la disparition de la membrane nucléaire. Car le maintien de la membrane entraîne des conséquences considérables, et imprime à la caryocinèse un cachet particulier.

En effet : *a)* Les figures caryocinétiques dérivent alors exclusivement du noyau. *b)* Les deux nouveaux noyaux se forment par étranglement; la membrane nucléaire s'infléchit à l'équateur, et le sillon qui en résulte coupe la figure en deux moitiés sensiblement égales, avec ou sans étirement préalable

de la partie étranglée. *c)* Il en résulte que la membrane du noyau primitif entoure maintenant les nouveaux noyaux, et que le caryoplasma de ceux-ci, dérive exclusivement du caryoplasma de l'ancien, en ce sens du moins, que, n'ayant jamais été en communication directe avec le cytoplasme, les échanges avec ce dernier n'ont pu avoir lieu qu'avec le concours de l'osmose. *d)* En outre le caryoplasma des jeunes noyaux représente la totalité du caryoplasma qui est entré en division; aucune portion n'ayant pu, à aucun moment, être abandonnée au protoplasme cellulaire.

Au contraire, lorsque la membrane nucléaire entre en résolution, le noyau, tout en maintenant son autonomie et son indépendance, peut puiser largement dans la cellule; les nouveaux noyaux s'élaborent de toutes pièces aux extrémités du fuseau, en grande partie aux dépens du cytoplasme, et s'entourent d'une membrane neuve; enfin la majeure partie du fuseau, et par conséquent de caryoplasma ancien, est déversée dans le protoplasme pour l'enrichir en plastine. Il y a donc une différence bien caractérisée entre les deux types de caryocinèse, malgré les transitions qui les relient. Il est évident d'ailleurs, comme nous l'avons fait remarquer tout à l'heure, que la caryocinèse acquiert seulement tout son épanouissement lorsque la membrane disparaît. Car c'est alors seulement que *tous* les éléments nucléaires entrent en cinèse, et que le noyau se régénère totalement, en permettant au boyau nucléinien, qui lui persiste toujours, de vivre dans un nouveau milieu.

A tous les points de vue la caryocinèse est alors *totale* ou *parfaite*.

Lorsque la membrane persiste et que le noyau s'étrangle, elle porte des marques évidentes d'infériorité; elle n'est plus que *partielle* ou *imparfaite*.

Ainsi la caryodiérèse comprendrait la caryocinèse et la caryosténose; la caryocinèse à son tour se diviserait en caryocinèse totale, et en caryocinèse partielle ou intérieure. La caryocinèse totale représente le point le plus élevé de la caryodiérèse; la caryosténose, le degré inférieur. Entre ces deux termes extrêmes viennent s'échelonner une foule de caryocinèses incomplètes qui les relient sans transition brusque. L'étranglement qui se fait dans la caryocinèse partielle établit une liaison étroite entre ce mode et la caryosténose, et les figures qu'on y voit la rapprochent de la caryocinèse totale, qui est sujette elle-même à tant de variations et de dégradations. Dans ce processus intermédiaire les deux termes extrêmes sont pour ainsi dire réunis et confondus.

2° Quant à la *plasmodiérèse*, nous savons qu'elle est identique dans les deux modes de division. Les termes de plasmodiérèse cinétique et acinéti- que, dont nous nous sommes servi, ne peuvent donc avoir qu'une signification :

celle de marquer la division du protoplasme *consécutive* à la caryocinèse ou à la caryosténose. Ces termes suffisent. Ils expriment aussi bien le phénomène que les termes de *plasmocinèse* et de *plasmoténose* que l'on pourrait employer dans le même sens.

Nous avons jugé inutile également d'user de termes techniques pour marquer les divers procédés de la plasmodiérèse. Nous nous sommes contenté de dire qu'elle se fait à l'aide d'un étranglement, d'une plaque, ou des deux à la fois; cependant nous aimons à croire que notre récit n'a rien perdu en précision ni en clarté.

Nous sommes arrivé à la fin de ce mémoire. Notre travail a été laborieux; plaise à Dieu qu'il soit aussi fructueux. Nous pouvons nous rendre ce témoignage que nous n'avons épargné ni temps, ni soins, ni peine pour le rendre digne de la science à laquelle nous nous sommes consacré. Trop heureux s'il peut contribuer dans la moindre mesure à faire progresser la connaissance de la cellule! Il remplira le double but que nous sommes proposé en l'écrivant :

Approfondir davantage l'étude du noyau, à l'état cinétique comme à l'état quiescent;

Faire tomber la dernière barrière qui se dressait encore entre la cellule animale et la cellule végétale, en démontrant que la plasmodiérèse est identique dans les deux règnes.

EXPLICATION DES PLANCHES

Sauf indication contraire, les figures ont été prises sur des préparations fraîches, traitées par le vert de méthyle et exposées aux vapeurs d'acide osmique, p. 212.

Les dessins ont été exécutés, autant que possible, à la chambre claire, et achevés, au besoin, la préparation sous les yeux.

Les figures dont le grossissement n'est pas indiqué, ont été dessinées avec l'objectif 1/18 et l'oculaire 4 de Zeiss.

PLANCHE I.

FIG. 1. Noyau d'une grande cellule testiculaire de l'*Oniscus asellus*, commençant à s'étrangler. — Gr. G. 3.

FIG. 2. Cellule semblable, légèrement digérée, montrant la progression de l'étranglement et la direction parallèle des anses du col.

FIG. 3. Cellule où l'étranglement du noyau est achevé.

Dans les fig. 2 et 3, le protoplasme lui-même entre en division; le sillon est inégalement développé; il n'y a pas de plaque cellulaire.

FIG. 4. Noyaux en étranglement des petites cellules du même animal; le sillon est égal ou inégal. — Gr. 1/12, 2.

FIG. 5. Deux de ces cellules en voie de segmentation, sans le concours d'une plaque cellulaire.

FIG. 6. Noyau en division de l'*Opalina ranarum* : *a* et *b*, avec figures caryocinétiques intérieures, la membrane nucléaire ayant persisté; *c* et *d*, par simple étranglement, avec ou sans col d'étirement. — Gr. G. 2.

FIG. 7. Portion intermédiaire du tube de MALPIGHI de l'*Aphrophora spumaria*; *a*, *b*, *c*, *d*, φ marquent les diverses étapes de l'étranglement du noyau. En *f*, on aperçoit une espèce de fuseau, reliant les deux masses nucléiniennes. On voit sur les trois cellules supérieures, débarrassées de leurs granules pour mieux indiquer leur réticulum, comment la cellule devient dicentrique; φ , étranglement du cytoplasme. Les cellules *a* et *c*, dessinées sur le vivant. — GR. G. 3.

FIG. 8. Portion inférieure du même tube; *b* et *c* marquent l'étranglement du noyau. Les sphérules grisâillées des noyaux représentent les nucléoles plasmatiques — GR. G. 3.

FIG. 9. Cellules de l'épithélium intestinal du même animal : *a* et *b*, étranglement du noyau; φ en *c*, étranglement du cytoplasme en voie de s'achever; *np*, nucléoles plasmatiques. Les noyaux de cette figure et, par conséquent, le filament nucléinien sont vus en coupe optique équatoriale. — GR. G. 3.

FIG. 10. Capsule ovarique de la *Gryllotalpa vulgaris*; *b, b', c, d*, diverses étapes de l'étranglement du noyau; en *e*, le sillon φ coupe le noyau en deux portions très inégales. Les nucléoles *nm* sont des nucléoles mixtes; ils se divisent en même temps que le noyau s'étrangle *b, f, x, y, z*. — Gr. F. 1.

FIG. 11. Cellule et noyau en segmentation, provenant de la plaque ventrale de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus*; les deux sillons séparateurs γ sont nettement marqués, et sont concomitants. — Gr. G. 1/12, 4.

FIG. 12 et 13. Noyaux du *Lithobius forficatus*, dans lesquels le nucléole-noyau se segmente, avec ou sans col étiré. — Gr. G. 2.

FIG. 14. Noyau du même animal : *nn*, nucléole-noyau avec son boyau nucléinien : — *np*, nucléoles plasmatiques en voie de formation aux dépens du caryoplasma. — Gr. G. 2.

PLANCHE II. Orthoptères, Pseudonévroptères.

FIG. 15 à 37 : *Stenobothrus viridulus* ou *bicolor*.

FIG. 15. Cellule testiculaire au repos; on y voit la réticulum plasmatique, et le boyau nucléinien continu.

FIG. 16 et 17. Formation et achèvement de la forme pelotonnée.

FIG. 18. Scission de cette forme en bâtonnets éparpillés.

FIG. 19, 20 et 23. Les bâtonnets se mettent en mouvement, en se retirant des pôles et en se portant dans la zone équatoriale, où ils se disposent plus ou moins radialement.

FIG. 24. Couronne équatoriale à bâtonnets recourbés en dedans, vue de profil; les filaments achromatiques sont ininterrompus à l'équateur, et ils passent dans l'angle formé par les deux branches des bâtonnets.

FIG. 25. La même couronne vue par les pôles; on y compte 14 bâtonnets disposés sur un cercle périphérique.

Les filaments réticulés, visibles dans les fig. 17, 18, 19 et 20, s'ordonnent en fuseau dans les fig. 21 et 22.

FIG. 21. Noyau dégagé du cytoplasme par l'aiguille. Sa membrane est conservée, le fuseau intérieur γ est marqué aux extrémités; les bâtonnets γ sont à peu près au stade de la fig. 23.

FIG. 22. Le noyau s'allonge par l'un de ses pôles, où la membrane nucléaire a disparu; les grannules cytoplasmiques pénètrent dans le noyau le long des filaments; les asters commencent à se montrer.

FIG. 26, 27, 28 et 29. Les bâtonnets de la couronne, déjà en mouvement dans la fig. 24, sont maintenant disposés en deux groupes qui s'acheminent vers les pôles, soit la courbure, soit la pointe en avant; leur nombre dans chaque groupe, et à chaque pôle, est de moitié moindre qu'à l'équateur.

FIG. 30. Les bâtonnets s'ordonnent en couronne.

FIG. 31. Couronne polaire vue de face; elle n'a que 8 bâtonnets, c'est-à-dire environ la moitié de ceux de la couronne de la fig. 25.

FIG. 32. Cellule en segmentation. L'étranglement arrive à la plaque nucléaire *pn*, la comprime et la repousse devant lui. En *an*, la couronne existe encore; les granules qui

ont fait irruption dans le fuseau se fusionnent autour d'elle. En *bn*, le boyau nucléinien et le noyau sont reconstitués; la membrane nucléaire a coupé les filaments du fuseau et enrobé une portion notable de cytoplasme.

FIG. 33. Cellule en division : *pn*, plaque fusoriale; *pc*, plaque cytoplasmique, φ étranglement intérieur. Les deux plaques sont dédoublées. Les couronnes existent encore; les granules cytoplasmiques se sont portés aux extrémités du fuseau.

FIG. 34 à 36. Elles proviennent d'autres cystes que les précédentes. Formation de la couronne à bâtonnets droits; les diverses phases correspondent exactement aux précédentes. Dans la fig. 35, le fuseau est visible au pôle qui s'est étiré; l'aster supérieur est formé, l'inférieur est à son début.

FIG. 38. Les bâtonnets de la couronne de la fig. 36 *b* se sont retirés, moitié par moitié, vers les pôles.

FIG 37 *a* et *b*, provenant d'autres cystes du *Stenobothrus*. A en juger par le nombre de bâtonnets,— ceux de l'hémisphère supérieur ont été seuls dessinés, — la division longitudinale s'est effectuée à l'équateur, car il y a 14 à 16 bâtonnets dans chaque groupe descendant. — Gr. 1/18, 2.

FIG. 39 à 44; *Edipoda cœrulea*.

FIG. 39. Les bâtonnets de la couronne s'ordonnent en deux groupes latéraux.

FIG. 40, 41 et 42. Ces groupes s'éloignent considérablement l'un de l'autre dans une direction perpendiculaire à l'axe organique, qui est indiqué par les asters.

FIG. 43. Les filaments se sont rectifiés et forment un faisceau central, comme dans la Caryocinèse habituelle; un des asters est encore visible.

Il est possible que la division longitudinale a eu lieu à l'équateur pour les fig. 42 et 43, où les bâtonnets sont très nombreux.

FIG. 44 et 45. Le fuseau s'est tellement allongé qu'il a dû se recourber dans la cellule. La plaque *pn* commence à se marquer dans la fig. 44, et s'achève dans la fig. 45. Le nombre et la minceur des bâtonnets accusent une division longitudinale. Dans la fig. 45 le boyau et le noyau sont reconstitués.

FIG. 46 à 48 : *Acridium lineola*. — G. 1/18, 2.

FIG. 46. A l'issue de la forme pelotonnée, les bâtonnets sont déjà bifurqués.

FIG. 47 *a*. Couronne équatoriale formée par ces bâtonnets; ils étaient au nombre de 14.

FIG. 47 *b*. Dislocation de la couronne et retour vers les pôles; chaque groupe n'a que 6 bâtonnets, la moitié du nombre précédent.

FIG. 48 *a*. Division longitudinale des bâtonnets de la couronne équatoriale; les moitiés de chaque bâtonnet se dirigent chacune vers un pôle.

FIG. 48 *b*. Les 5 bâtonnets de la couronne polaire supérieure sont divisés; tandis que ceux de la couronne inférieure ne le sont pas encore.

FIG. 49 à 55 : *Forficula auricularia*.

FIG. 49. Scission progressive de la forme pelotonnée dans une cellule binucléée.

FIG. 50. La scission est presque achevée; les bâtonnets se raccourcissent en s'épaississant.

FIG. 51. Les bâtonnets ont acquis leur forme définitive.

FIG. 52a et 53. En *c* de la fig. 52a, la couronne équatoriale, à bâtonnets recourbés. Cette couronne est vue de face dans la fig. 53; les bâtonnets y sont tous disposés en cercle régulier comme dans la fig. 25. On a représenté un aster en projection sur la couronne.

FIG. 52a. En *d*, la nucléine déserte le centre des bâtonnets; ceux-ci s'étranglent ensuite longitudinalement, comme l'indiquent les lobules de leurs extrémités sur la figure suivante.

FIG. 52b. Les bâtonnets sont en division longitudinale (p. 266).

FIG. 54. Cyste à scission parallèle *a* et *b*, et à couronnes à bâtonnets recourbés en dedans *c*; en *d* et *e* la dislocation paraît se faire sans division.

FIG. 55. Cyste dont les couronnes sont toutes à bâtonnets droits.

FIG. 56 à 60. : *Calopteryx virgo*.

FIG. 56. Noyau au repos dans lequel la nucléine a été dissoute par le carbonate potassique; le stroma plastinien y est très développé.

FIG. 57 et 58. Fuseaux avec bâtonnets, *ba*, en couronne, ou en retour vers les pôles, et dont la nucléine a été enlevée; leur paroi paraît être contractée et plissée.

FIG. 59. Noyau quiescent montrant un boyau continu.

FIG. 60. Scission de la forme pelotonnée en anses parallèles, épaisses et irrégulières; la membrane nucléaire existe encore, et cependant le fuseau intérieur et les asters sont déjà dessinés.

PLANCHE III. Névroptères, Lépidoptères, Hémiptères.

FIG. 61 à 76 : *Calopteryx virgo*.

FIG. 61 à 64. Formation de la couronne par la contraction progressive des anses parallèles.

FIG. 65. La nucléine s'est retirée de la partie médiane des bâtonnets; ce retrait fait présager une division longitudinale ou transversale.

FIG. 66 à 73. Ces figures proviennent d'autres cystes où s'exécutait la division en tronçons éparpillés.

FIG. 66. Forme pelotonnée très régulière.

FIG. 67. Cette forme s'est scindée en 12 bâtonnets recourbés.

FIG. 68. Couronne équatoriale subséquente, à bâtonnets fortement incurvés.

FIG. 70. Retour des bâtonnets vers les pôles, sans division préalable.

FIG. 72. Couronnes polaires qui en résultent.

FIG. 69 et 71. Couronne à bâtonnets érigés, et retour de ces mêmes bâtonnets vers les pôles. On remarquera les filaments plastiniens de la fig. 67.

FIG. 73. Division longitudinale des bâtonnets polaires; en *b*, la division est achevée et les moitiés commencent à se séparer. L'étranglement du cytoplasme s'est avancé déjà jusqu'à la plaque fusoriale.

FIG. 74 et 75. Le boyau se reconstitue par la soudure des bâtonnets des couronnes; la granules du cytoplasme ont envahi le fuseau, et commencent à s'éclaircir près du boyau; dans la fig. 75, la membrane nucléaire est formée. Le fuseau *f*, très allongé, s'est replié

dans la cellule. On voit également que l'eau d'irruption a repoussé tout le cytoplasme aux extrémités de la cellule.

FIG. 76. Une cellule semblable aux précédentes, mais qui est devenue binucléée pour servir de point de départ à un nouveau cyste. Le fuseau, rejeté de côté, et sa plaque sont encore visibles en *j*. L'eau a disparu en grande partie de la cellule.

FIG. 77 à 81 : *Libellula depressa*.

FIG. 77. Forme pelotonnée.

FIG. 78 et 79. Sa scission progressive, et l'arrangement des anses en tronçons parallèles : scission intermédiaire. Malgré que la membrane nucléaire existe encore, le fuseau est ébauché.

FIG. 80. Couronne équatoriale à bâtonnets recourbés.

FIG. 81. Retour des éléments d'une couronne, à bâtonnets droits, vers les pôles.

FIG. 82 à 88 : *Panorpa communis*. — Gr. 1/18, 2 et 3.

FIG. 82. Cellule au début de la cinèse. Le caryoplasma s'éclaircit, et les nucléoles nucléiniens *x* se déroulent en filament. Le protoplasme est nettement et régulièrement réticulé ; en *m* il s'est retiré de l'intérieur de la cellule sous l'influence d'une goutte d'alcool, ajoutée à dessein pour montrer les épaissements ponctiformes de la membrane aux points de jonction des trabécules.

FIG. 83. Stade plus avancé. Les nucléoles ont produit la forme pelotonnée ; les filaments du caryoplasma s'orientent en fuseau. L'aster supérieur se forme aux dépens du réticulum cytoplasmique ; le protoplasme s'éclaircit autour du noyau.

FIG. 84. Les asters sont très avancés. Le noyau s'est allongé, les anses nucléiniennes se sont parallélisées, et coupées aux extrémités du fuseau. Tout le cytoplasme s'est éclairci.

FIG. 85. Le fuseau et les asters ont acquis leur plein développement ; les bâtonnets de la couronne se sont probablement divisés, et s'acheminent vers les pôles. On voit encore, à l'équateur, des trabécules transversales ou obliques reliant les rayons principaux des asters.

FIG. 86. Couronnes polaires. Les asters s'effacent et font retour au cytoplasme ordinaire ; *pn*, plaque fusoriale très développée ; *pc*, rudiments de plaque cytoplasmique.

FIG. 87. Même stade. L'étranglement du cytoplasme touche à la plaque *pn* ; les asters sont plus visibles que dans la figure précédente.

FIG. 88. Les granules du protoplasme se sont portés aux extrémités du fuseau ; en *a*, l'auréole hyaline se forme ; en *b*, le noyau inférieur, en se reconstituant, a enrobé une large zone plasmatique ; les bâtonnets commencent seulement à s'y souder.

FIG. 89 à 93 : *Arctia fuliginosa*. — Gr. 1/12, 3.

FIG. 89. Scission du boyau (de la fig. 95), un peu différente de la scission parallèle : scission intermédiaire (p. 276).

FIG. 90 à 92. Formation de la couronne, consécutive à la division parallèle ; la couronne de la fig. 92 est à bâtonnets recourbés.

FIG. 93. En *a*, division de la couronne en deux séries de bâtonnets en fer à cheval. En *b*, on a représenté la fusion des branches de ces bâtonnets en une masse compacte, sous l'influence des réactifs.

FIG. 94 à 100 : *Chelonia Caja*. — GR. 1/12, 3.

FIG. 94. Noyau au repos, avec un boyau tourmenté et apparemment réticulé.

FIG. 95 et 96. Forme pelotonnée, et scission graduelle de cette forme en bâtonnets de plus en plus courts et trapus. Les asters sont déjà visibles dans la fig. 96.

FIG. 97. Le noyau s'allonge et développe son fuseau, les bâtonnets sont encore éparpillés.

FIG. 98 à 100. Les bâtonnets se portent, en se serrant, à l'équateur pour former la couronne à bâtonnets droits de la fig. 100. Les asters intéressent toute la cellule, devenue presque transparente.

FIG. 101 à 112 : *Aphrophora spumaria*. — GR. 1/18, 3.

FIG. 101. Scission en anses parallèles.

FIG. 102. Les anses se raccourcissent jusqu'à former la couronne équatoriale.

FIG. 104. Scission en bâtonnets éparpillés, au nombre de 10 seulement.

FIG. 105. Couronne équatoriale subséquente; elle est (celle que nous figurons) à bâtonnets recourbés en dehors.

FIG. 106. Deux couronnes équatoriales, avec l'aster en projection, dans une cellule binucléée : tous les bâtonnets occupent la périphérie.

FIG. 107 et 108. Les bâtonnets abandonnent l'équateur sans se diviser, et gagnent les pôles; tous les bâtonnets qu'on a pu découvrir ont été figurés.

FIG. 103. Cette figure accuse une division équatoriale, soit longitudinale, soit transversale.

FIG. 109. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes polaires semblent indiquer qu'une division longitudinale est intervenue. La plaque fusoriale est accentuée. Le fuseau *a*, plongé dans une vacuole, est libre de toute adhérence avec le cytoplasme. En *b*, le boyau se reconstitue par la soudure bout à bout des éléments avec leurs voisins de droite et de gauche.

FIG. 110. Cellule revenue à l'état de repos; le protoplasme est homogène, le boyau est continu, le fuseau avec sa plaque est encore visible sur le côté, comme dans la fig. 76.

FIG. 111. Cellule en voie de division. L'étranglement arrive au fuseau. La plaque de celui-ci s'est dédoublée, et a mis les deux masses plasmiques en liberté.

FIG. 112. Étape suivante. Les deux masses précédentes sont en division, après laquelle la cellule-mère renfermera quatre cellules-filles.

PLANCHE IV. Coléoptères, Diptères.

FIG. 113 à 123 : *Harpalus griseus*.

FIG. 113. Jeune métrocyte, au moment où l'acide osmique indique l'entrée en division; les granules s'effacent à l'entour du noyau.

FIG. 114. Forme pelotonnée dont les anses commencent à se paralléliser; la membrane nucléaire existe encore, le fuseau et les asters se forment néanmoins.

FIG. 115. Étape plus avancée. La membrane du noyau n'a pas encore disparu; la cellule devient hyaline.

FIG. 116. Les anses sont coupées aux extrémités, la membrane nucléaire s'est résolue, le fuseau est formé.

FIG. 117 et 118. Les tronçons parallèles se raccourcissent, puis s'incurvent pour former la couronne équatoriale, qui possède de 14 à 20 bâtonnets.

FIG. 119. On n'a figuré que la moitié des bâtonnets de chaque groupe descendant; cette figure semble accuser l'existence d'une division longitudinale à l'équateur.

FIG. 120. Couronnes polaires. On a figuré en *b* tous les éléments, au nombre de 8, de l'une d'elles.

FIG. 121. Couronnes polaires, nombreuses vacuoles, étranglement qui coupe le fuseau dénué de plaque cellulaire.

FIG. 122. Même étape, mais ici la plaque *pn* existe.

FIG. 123. Cellule creusée de vacuoles, outre mesure. Les deux plaques *pn* et *pc* existent; l'étranglement, qui est unilatéral, arrive à la plaque cytoplasmique. Le nombre et la minceur des éléments des couronnes font songer à une division longitudinale.

FIG. 124 à 128 : *Procustes coriaceus*.

FIG. 124. Cellule au repos.

FIG. 125. Étape de la fig. 114.

FIG. 126. Cellule binucléée dont les noyaux, à une étape voisine de la précédente, sont vus en coupe optique. Les bâtonnets parallèles sont répandus dans tout le noyau, dont la membrane existe encore.

FIG. 127 et 128 *a*. Stades des fig. 117 et 118.

FIG. 128 *b*. Image douteuse, indiquant l'un ou l'autre mode de division équatoriale.

FIG. 129 à 133 : *Feronea anthracina*.

FIG. 129. Comme dans la fig. 117.

FIG. 131. Cette figure provient du même cyste que la précédente; la couronne se défait, probablement sans division.

FIG. 130 et 133. Elles proviennent d'un autre cyste. La première montre une couronne équatoriale en voie de division, la seconde les couronnes polaires à éléments tenus.

FIG. 132. Tirée d'un jeune cyste à cellules volumineuses. En *a*, on remarque la même image que dans la fig. 52 *b*; en *b*, les éléments en fer à cheval sont en voie de séparation; en *c*, ils s'acheminent sur deux séries régulières vers les pôles, (p. 273).

FIG. 134 à 156 : *Steropus madida*.

FIG. 134. Forme pelotonnée.

FIG. 135 et 136. Les anses se parallélisent, les asters se forment, les vacuoles apparaissent; mais la membrane nucléaire persiste.

FIG. 137. Cette membrane disparaît, et les granules font irruption dans le fuseau.

FIG. 138 à 140. Formation de la couronne, comme précédemment.

FIG. 141 à 144. Formation des couronnes polaires; dans la fig. 144 la plaque *pn* existe au milieu du fuseau recourbé.

FIG. 145. Stade de la fig. 138. Cette figure a pour but de montrer cette sorte de rayons, épais et tortueux, qu'on rencontre souvent dans cette espèce.

FIG. 146. Initiales de la plaque fusoriale; les filaments s'épaississent sur une large zone.

FIG. 147 à 152. Tirées d'un cyste dont les cellules subissaient la division binaire. Divers genres d'étranglement; la plaque *pn*, qui existe partout, est respectée; en *jr*, fig. 152, elle se dédouble. Reconstitution du noyau; les vacuoles disparaissent graduellement; les granules envahissent le fuseau qui passe au cytoplasme ordinaire; la formation du nouveau boyau est lente.

FIG. 153 à 156. Elles proviennent d'un cyste, dont les cellules devenaient multinucléées pour former de nouveaux cystes. Le fuseau, muni d'une plaque, est fortement recourbé; les cellules diminuent graduellement de longueur, à mesure que les vacuoles disparaissent et que le protoplasme reprend son aspect ordinaire fig. 156. Le boyau se reconstitue avec lenteur à l'intérieur des noyaux déjà tout formés. En *pn*, fig. 156, la plaque est encore visible.

FIG. 157 et 158 : *Feronea nigerrima*.

FIG. 158. *a*, scission successive de la forme pelotonnée en bâtonnets éparpillés; *b*, les tronçons s'ordonnent à l'équateur; *d*, couronne à bâtonnets droits.

FIG. 157. Couronne à bâtonnets recourbés, provenant d'un autre cyste où ce mode de scission avait lieu.

FIG. 159 et 160 : *Cetonia hirtella*. — Gr. 1/18, 5.

FIG. 159. En *a*, couronne à bâtonnets trapus et droits; *b*, début de la division longitudinale.

FIG. 160. En *a*, les moitiés sont en voie de séparation; *b*, elles se mettent en marche vers les pôles (p. 273)..

FIG. 161 et 162 : *Hydrophilus piceus*.

FIG. 161. Couronne à bâtonnets infléchis.

FIG. 162. Dislocation de cette couronne, sans division; les bâtonnets sont chacun sur un filament particulier, et ils portent des indices de division.

FIG. 163 : *Syrphus* (diptère). — Gr. F, 4.

En *a*, les tronçons parallèles se contractent pour former la couronne équatoriale *b*. En *c*, cellule en étranglement. La plaque fusoriale existe; le boyau se reconstitue, et s'entoure d'une auréole hyaline.

PLANCHE V. Arachnides. Fig. 164 à 202.

FIG. A. Divers aspects du boyau nucléinien.

a. Boyau moniliforme de la *Tegenaria atrica*; la nucléine remplit les cols aussi bien que les ventres : — Gr. 1/18, 5.

e. Boyau strié de la fig. 170, vu à un plus fort grossissement, 1/18, 5.

b. Coupe longitudinale du boyau du cloporte; on y voit un canal central.

f. Granules isolés du même boyau, produits par l'action des réactifs, (p. 200).

c et *d.* Particularités du manteau de nucléine, donnant lieu à une striation plus ou moins complète du boyau, mais moins sensible qu'en *e.* (*Biologie*, p. 232).

h et *i.* Les disques nucléiniens sont formés par des granules isolés de nucléine. (*Biologie*, p. 233).

g. Diverses sections optiques d'un boyau de *Clubiona* (fig. 191), en division longitudinale au sein de la couronne équatoriale; cette division se fait par étranglement de la paroi.

FIG. B. Coupe microtomique d'un noyau testiculaire de cloporte, fixé par l'ébullition dans une solution d'acide osmique; on y voit le caryoplasma incolore, et la section canaliculée du boyau. (*Biologie*, p. 229).

FIG. C et D. Noyaux d'une cellule grasseuse et d'une trachée, étirés à l'une de leurs extrémités par l'aiguille; on y voit l'ébauche d'un fuseau. (*Biologie*, p. 239).

FIG. 164 à 177 : *Tegenaria atrica*.

FIG. 164. Noyau après l'enlèvement de la nucléine par l'acide chlorhydrique; le stroma plastinien y est puissant.

FIG. 165. Noyau au repos : en *a*, on voit les anses parallèles à l'axe organique; en *b*, le noyau précédent est vu par un pôle. Les anses du sommet rayonnent vers le centre; en descendant l'objectif, on n'aperçoit plus que les sections des anses parallèles (dessinées entre les rayons). — Gr. 1/18, 1.

FIG. 166. Noyau au repos, plus fortement grossi.

FIG. 167. Début de la forme pelotonnée.

FIG. 168 et 169. La membrane nucléaire a disparu, le boyau se détend et se répand dans le cytoplasme.

FIG. 170. Les anses ont achevé de se paralléliser, et se sont coupées aux extrémités. Le fuseau se marque. — Gr. L. 2.

FIG. 171. La figure précédente, vue en coupe optique équatoriale; les anses sont distribuées dans toute l'épaisseur du fuseau.

FIG. 172. Les anses parallèles se raccourcissent sur leur filament,

FIG. 173. Couronne équatoriale qui en résulte. Elle est à bâtonnets recourbés en dedans, et au nombre de 20.

FIG. 175. Dislocation de la couronne sans division; tous les bâtonnets qu'on a pu découvrir ont été figurés; il y en avait de 8 à 10 dans chaque groupe.

FIG. 176. Couronnes polaires subséquentes; les éléments en sont peu nombreux, et épais. Le fuseau porte une plaque fusoriale *pn*.

FIG. 177. Le boyau est reconstitué. Les noyaux sont vus de côté, à peu près; les anses sont parallèles et rayonnent aux extrémités vers les pôles *p* et *p'*. Le cytoplasme a fait de tous côtés irruption à l'entour du boyau. En *b*, la membrane nucléaire se dessine en enrobant du cytoplasme.

FIG. 174. Dislocation de la couronne avec division. On a dessiné seulement les bâtonnets de l'hémisphère supérieur; on en comptait de 16 à 18. Ils commencent à s'acheminer vers les pôles, la plupart la courbure en avant.

FIG. 178. Jeune cyste de *Clubiona*, à la mi-mai.

a. Scission du boyau en bâtonnets éparpillés, au nombre de 20-24.

b et c. Ces bâtonnets s'accumulent vers l'équateur.

d. Stade précédant la couronne, en vue polaire; les bâtonnets ne sont pas encore disposés régulièrement.

e. Couronne équatoriale à bâtonnets droits; ils sont tous rangés sur un cercle.

g. Probablement dislocation de la couronne et retour vers les pôles.

f. Retour vers les pôles; on voit 10 bâtonnets dans chaque groupe, la division n'a donc pas eu lieu.

Tous les éléments ont été figurés exactement, hormis en e et g, où l'on n'a représenté que ceux de l'hémisphère supérieur. — GR. 1/18, 5.

FIG. 179 à 182 : *Tegenaria* indéterminée.

FIG. 179. Scission de la forme pelotonnée en tronçons épars et recourbés.

FIG. 180. Couronne équatoriale à bâtonnets infléchis en dehors.

FIG. 181. Dislocation de la couronne sans division.

FIG. 182. Les bâtonnets droits, arrivés aux pôles, commencent à se courber.

Ces deux dernières figures proviennent d'un même cyste. Tous les bâtonnets y ont été représentés; il y en a 12 dans la fig. 181, et 6 ou 7 dans chacune des couronnes polaires de la fig. 182.

FIG. 183 à 187 : *Agelena labyrinthica*.

FIG. 183 et 184. Couronnes polaires dans lesquelles le bout supérieur des éléments se recourbe en dedans. Les granules cytoplasmiques font irruption aux extrémités du fuseau. Les futurs pôles organiques, déjà dessinés, sont marqués *p* et *p'*. La fig. 184 montre une plaque fusoriale.

FIG. 185. Cellule qui devient multinucléée. Les éléments recourbés des couronnes polaires se sont soudés en un boyau visiblement continu, et à anses parallèles. Le cytoplasme a envahi le fuseau, déjà rejeté de côté; en b, l'auréole hyaline étendue, à la limite de laquelle on distingue la membrane nucléaire. La plaque fusoriale est encore visible en *pn*.

FIG. 188 à 190 : *Lycosa* indéterminée.

FIG. 188. Dislocation de la couronne à bâtonnets recourbés, sans division préalable: ils sont au nombre de 20.

FIG. 189. Ces bâtonnets arrivent aux pôles: il y en a une dizaine seulement dans chaque groupe.

FIG. 190. Couronnes polaires ayant chacune 12 bâtonnets, provenant d'un autre cyste dont les couronnes équatoriales étaient à bâtonnets droits, et au nombre de 20 à 24.

FIG. 191 à 194 : *Clubiona* (fig. 178), et au mois de juin.

FIG. 191. Les bâtonnets, sur lesquels la division longitudinale est nettement indiquée, abandonnent l'équateur et arrivent aux pôles sans se diviser.

FIG. 192 et 193. La division a eu lieu à l'équateur. Les nouveaux bâtonnets se rendent aux pôles, deux sur chaque filament, et en formant deux séries égales et parallèles.

FIG. 194. Couronnes polaires qui en résultent; *v*, vacuoles séparant le cytoplasme en deux masses polaires; *pn*, plaque fusoriale.

FIG. 195 à 197 : *Phalangium* indéterminé.

FIG. 195. Cyste dont toutes les cellules sont en division suivant le mode parallèle : *a*, scission du boyau; *b*, retrait des anses; *c*, couronne à bâtonnets recourbés. — Gr. 1/12, 1.

FIG. 196. En *a*, couronnes polaires; *b*, reconstitution du boyau par soudure en zigzag. Les granules du cytoplasme ont envahi les extrémités du fuseau. Vacuoles puissantes. En *c*, le boyau s'est détendu, le cytoplasme éclairci, la membrane formée.

La plaque fusoriale existe dans les trois cellules.

FIG. 197. Colonie linéaire de cellules, dérivant de la segmentation binaire répétée. Au lieu de se séparer par le clivage de la plaque, le col s'étire en disloquant cette dernière. La distribution du boyau à l'étape qui suit celle de *c* dans la figure précédente.

FIG. 198 à 202 : *Scorpio occitanus*. — Gr. 1/12, 2.

FIG. 198. En *a*, vue polaire du noyau au repos laissant voir le sommet du crochet formé par le retour des anses rayonnantes; en *b*, vue un peu oblique montrant la continuité des anses; en *c*, scission de la forme pelotonnée en bâtonnets éparpillés et recourbés.

FIG. 199. Couronne équatoriale creuse, formée de 24 bâtonnets à courbure en dedans.

FIG. 200. La dislocation de la couronne a eu lieu; les nombreux éléments descendants, minces et en forme de fer à cheval, forment deux séries parallèles, comme dans les fig. 132 et 160.

FIG. 201 et 202. Couronnes polaires subséquentes; elles sont d'une grande régularité (fig. 194). Les deux noyaux en division du jeune cyste de la fig. 202 portent une plaque fusoriale très nette.

PLANCHE VI. Myriapodes, Fig. 203 à 218. —

Crustacés, Fig. 219 à 241. — Diatomée (*Primularia viridis*), Fig. 242. —

Ver (*Distomum clavigerum*), Fig. 243 *a* et *b*).

FIG. 213 *a*, 203 à 207 : *Lithobius forficatus*. — Gr. L. 2.

FIG. 213 *a*. Forme pelotonnée consécutive à la dissolution de la membrane du nucléole; la membrane nucléaire existe encore, le fuseau intérieur et les asters sont cependant déjà indiqués.

FIG. 203 et 204. Étapes ultérieures : scission en anses parallèles très allongées; retrait des anses vers l'équateur.

FIG. 205. En *a* et *b*, les deux sortes de couronnes équatoriales. — Gr. 1/12, 2. En *c*, division équatoriale, soit longitudinale, soit transversale.

FIG. 206 et 207. Dislocation de la couronne et retour des éléments vers les pôles.

FIG. 208 et 209 : *Scutigera*. — GR. L. 2.

FIG. 208. Scission de la forme pelotonnée en bâtonnets éparpillés et recourbés, au sein du caryoplasma encore visible; les asters apparaissent à une certaine distance du noyau.

FIG. 209. La membrane nucléaire a disparu, le noyau s'allonge, et le fuseau s'élabore; les bâtonnets se mettent en marche vers l'équateur.

FIG. 210 à 218 : *Lithobius forficatus*. — GR. L. 1.

FIG. 210. Le nucléole et le noyau sont reformés. La plaque cellulaire *pc* traverse tout le cytoplasme en ligne droite; on voit, sur ses extrémités, qu'elle est formée par des épaisissements du réticulum. Les granules se sont déjà portés dans la plaque fusoriale.

FIG. 211. Les couronnes se disloquent; les granules cytoplasmiques pénètrent dans le fuseau au voisinage des couronnes. La plaque fusoriale, déjà chargée de granulations, pénètre à peine dans le cytoplasme. L'étranglement de la cellule est à son début.

FIG. 212. La plaque fusoriale *pn*, et la plaque cytoplasmique *pc*, vues d'un pôle.

FIG. 213. En *b*, couronnes polaires; le cytoplasme a ouvert le fuseau en y pénétrant; *pn*, plaque fusoriale, *pc*, plaque complétive, les granules s'y accumulent.

En *c*, les nucléoles se reconstituent, l'un d'eux est déjà entouré d'une membrane. Les granules cytoplasmiques se sont éclaircis sur une large zone, dans laquelle on aperçoit les filaments du réticulum. La plaque fusoriale est épaisse; la plaque complétive se marque sur le réticulum, et se bifurque en *x*.

FIG. 214. La membrane nucléaire se forme par une modification du réticulum cytoplasmique, *an* et *bn*, à la périphérie de la zone modifiée. L'étranglement s'avance jusqu'à la plaque fusoriale, qui existe seule. La majeure partie du fuseau est transformée en protoplasme ordinaire.

FIG. 215. Les nucléoles sont formés; le noyau ne l'est pas encore. Le fuseau se change en cytoplasme; on peut encore suivre ses filaments dans le nouveau réticulum. La plaque fusoriale est terminée; la plaque cellulaire se marque dans le réticulum, et se bifurque largement en *x*; on ne voit plus de trabécules dans l'anneau triangulaire compris entre les branches *x*.

FIG. 216. Les plaques sont transformées en membranes permanentes, brillantes et à double contour; la portion qui provient des arcs *x* simule un étranglement intérieur, *φ*. Le protoplasme de l'espace triangulaire est presque résorbé. Il n'y a plus trace de fuseau.

FIG. 217. Les deux noyaux organisent leur membrane; en *bn*, elle est constituée. En *m*, la plaque s'est transformée en membrane, débordant légèrement le fuseau; les filaments de ce dernier restent visibles dans la partie médiane. — GR. G. 2.

FIG. 218. Noyau de *Lithobius* avec caryocinèse interne, à l'étape de la formation des couronnes polaires (p. 224). — GR. G. 2.

FIG. 220 à 226 : *Armadillo asellus*.

FIG. 220. Noyau au repos; son boyau est continu.

FIG. 221. Forme pelotonnée dont les circonvolutions se parallélisent.

FIG. 222. Les circonvolutions se coupent aux extrémités; le fuseau et les asters apparaissent.

FIG. 223 et 224. Les anses se raccourcissent sur leur filament.

FIG. 225. Section optique du fuseau à cette étape; on y voit des bâtonnets internes.

FIG. 226. En *a*, couronne équatoriale subséquente; elle est à bâtonnets recourbés en dedans, et elle est creuse; *b* et *c*, couronnes polaires à éléments ténus; la plaque est bien marquée dans le fuseau; *d*, les noyaux sont reconstitués, leur boyau est continu.

FIG. 227 : *Oniscus asellus*.

a. Couronne équatoriale à bâtonnets droits et trapus; *b*, couronnes polaires dont les éléments minces et nombreux accusent une division longitudinale. La plaque se voit sur le fuseau.

FIG. 219, 228 et 229 : *Asellus aquaticus*.

FIG. 219. *a*. Coupe optique de la forme pelotonnée à anses parallèles; *b*, les anses coupées se contractent pour former la couronne.

FIG. 228. *a*. Scission en bâtonnets éparpillés; *b*, couronne équatoriale portant des indices de division longitudinale.

FIG. 229. *a*, *b*, *c*. Étapes ultérieures : les bâtonnets jumeaux se déplacent en prenant la forme de fer à cheval, et se séparent en deux rangées parallèles, qui descendent vers les pôles, la courbure en avant.

FIG. 230 et 231 : *Portunus depurator*.

FIG. 230. *a*. Scission éparpillée;

b. Les bâtonnets se mettent en mouvement vers l'équateur;

c et *d*. Deux sortes de couronnes équatoriales;

f. Les bâtonnets jumeaux, issus de la division, se séparent l'un de l'autre;

g. Ils arrivent aux pôles sur deux rangées linéaires.

FIG. 231. Forme pelotonnée à anses parallèles, qui se rétractent vers l'équateur; la membrane nucléaire a disparu, et les asters sont visibles.

FIG. 232 et 233 : *Carcinus menas*.

FIG. 232. Couronne équatoriale (p. 315).

FIG. 233. *a*. Division équatoriale indécese; *b*, retour des éléments vers les pôles en séries linéaires et parallèles (p. 314).

FIG. 234 : *Dromia vulgaris*.

a et *b*. Noyaux s'applatissant pour former la plaque équatoriale; *c*, cette plaque s'est divisée par étranglement en deux moitiés qui se retirent vers les pôles.

FIG. 235 à 241 : *Pagurus bernhardus*.

FIG. 235. Boyau continu, apparemment réticulé.

FIG. 236. Forme pelotonnée très accentuée.

FIG. 237, *a* et *b*. Scission successive de cette forme en bâtonnets épars.

FIG. 238, *a*. Forme pelotonnée à anses parallèles, et se retirant déjà vers l'équateur; la membrane du noyau existe encore, il n'y a pas d'asters, (fig. 231); *b*. Couronne équatoriale qui en résulte (p. 315).

FIG. 239. Couronne normale à bâtonnets droits; corpuscules polaires.

FIG. 240. Retour des éléments vers les pôles, probablement après la division longitudinale.

FIG. 241. Couronnes polaires se disloquant pour reformer le boyau; plaque fusoriale.

FIG. 242 : *Pinnularia viridis* (diatomée).

Frustule en division.

φ. Plaque cellulaire ayant commencé dans le fuseau *f*, pour gagner les extrémités en se bifurquant en *x*.

FIG. 243 : *Distomum clavigerum*.

Cellules testiculaires en division.

a. Les noyaux sont reconstitués; on y voit un boyau continu; *pc*, plaque cellulaire, fusoriale et complétive.

b. Les mêmes plaques, vues d'un pôle.

PLANCHE VII. Crustacés, Fig. 244 à 267. — Noyaux d'Hydrophile, Fig. 268. — Cellules graisseuses, Fig 269 à 290.

Fig. 244 : *Pagurus striatus*. — Gr. 1/18, 1.

a. Forme pelotonnée à anses parallèles, à l'intérieur du noyau; les asters sont bien dessinés.

b, c, d. Rétraction graduelle des anses vers l'équateur; la membrane nucléaire *mn* persiste, le fuseau intérieur est nettement marqué.

f. La plaque équatoriale s'est divisée en deux moitiés qui s'acheminent vers les pôles, sous la forme de croissant; la membrane du noyau persiste toujours.

Fig. 245 : *Pagurus callidus*.

a, b, c. Noyaux avec forme pelotonnée irrégulière, se rétractant avec leur membrane pour former la lame équatoriale; il n'y a pas d'asters.

d. La lame se divise par étranglement en deux moitiés, qui se tiennent encore par un pédicule.

f. Les deux moitiés s'élargissent pour former les nouveaux noyaux. Bien qu'il n'y ait pas de fuseau, la plaque *pc* s'est établie, et traverse toute la cellule.

g, g', h. Cellules en division ayant subi une autodigestion :

g et *g'*. Étapes de la couronne équatoriale. Les asters intéressent tout le cytoplasme, hormis à l'équateur; le fuseau en est complètement indépendant, il s'appuie seulement par ses extrémités sur le point central des asters.

h. Les noyaux sont reformés; les rayons principaux des asters sont attachés à sa membrane. La plaque cellulaire bifurquée, *pc*, est bien formée, et se transforme en membrane; elle est réticulée. Le protoplasme a disparu de l'anneau triangulaire pendant la digestion.

FIG. 246 : *Astacus fluviatilis*. — Gr. 1/18, 2.

- a.* Noyau au repos.
- b.* Scission graduelle du boyau pelotonné et moniliforme.
- c* et *c'*. Les tronçons qui en résultent, au nombre de 60 à 70, sont repoussés peu à peu vers la périphérie en un cercle régulier.
- d.* Étape de la couronne équatoriale dont les bâtonnets sont unisériés; *cp* corpuscules polaires nombreux et ténus; asters bien développés.
- d'*. Couronne équatoriale à bâtonnets de diverse longueur, leur scission n'étant pas encore achevée.
- d''*. La couronne *d*, vue d'en haut; on aperçoit à son intérieur des filaments réticulés, qui s'étendent du centre à la périphérie.
- f.* Couronne équatoriale dont les éléments sont en voie de division transversale; plusieurs moitiés se tiennent encore par un pédicule.
- f'* et *g.* Ces moitiés descendent vers les pôles en deux groupes un peu irréguliers, mais formant couronne; *e*, « Nebenkern. »
- cp.* Corpuscules polaires en groupes éparpillés dans toute la cellule.
- En *g*, on remarquera des bâtonnets analogues à ceux de *d'*, et qui n'ont pas subi de division à l'équateur.
- j.* Couronne polaire, vue de face; les bâtonnets *y* sont superposés radialement.
- h.* Couronnes polaires; *e*, « Nebenkern; » les corpuscules polaires sont encore visibles.
- x* et *y*. Deux cellules en caryocinèse intérieure. La membrane nucléaire ponctuée, *mn*, *y* est en effet très visible, surtout dans la cellule *y*, qui a été ouverte par l'aiguille; les corpuscules polaires et les asters *y* existent néanmoins. — Gr. 1/18, 1.

FIG. 247 à 253 : *Crangon cataphractus*. — Gr. 1/18, 1.

- FIG. 247. En *a*, scission progressive de la forme pelotonnée.
- En *b*, la scission est complète; on compte de 40 à 50 bâtonnets.
- e.* « Nebenkern » multiples.
- FIG. 248. Deux couronnes équatoriales; pas d'asters; les 4 « Nebenkern » sont venus se placer symétriquement, et deux à deux, aux pôles.
- FIG. 249. *a.* Couronne équatoriale pleine, vue par un pôle.
- b.* Couronne semblable dont les bâtonnets se préparent à la division.
- c.* Deux de ces bâtonnets, fortement grossis (1/18, 4): la nucléine s'est portée à la périphérie, et *y* forme deux lames déjà distinctes.
- d.* Un bâtonnet semblable vu longitudinalement.
- FIG. 250. Les moitiés des bâtonnets *c* et *d* se séparent dans la couronne; chacune des deux enclaves, *e*, est venu occuper un pôle.

FIG. 251. Couronnes polaires, vues un peu obliquement; les éléments en sont distribués avec une grande régularité autour du pôle; *e*, enclaves qui ont abandonné les extrémités du fuseau; *pc*, plaque fusoriale et complétive traversant toute la cellule.

FIG. 252. Colonie de deux cellules en coryocinèse :

m. La plaque cellulaire de la première division transformée en membrane.

pc. Jeunes plaques cellulaires de la seconde division.

e. Enclaves, ou « Nebenkern ».

b. Noyaux récents, vus de côté; les circonvolutions du boyau y sont parallèles, et s'infléchissent, en haut et en bas, vers les pôles organiques.

a. Noyaux, vus à peu près de face, montrant les pôles organiques, d'où les anses rayonnent pour descendre sur les côtés.

FIG. 253. — Gr. 1/18,3.

a. Même noyau que en *a*, fig. 252, pour mieux indiquer la continuité des anses aux pôles, et leur rayonnement vers la périphérie.

b. Noyau semblable vu obliquement pour montrer que les rayons polaires descendent parallèlement sur les côtés. On a voulu faire voir en même temps que la branche extérieure (noire) de chaque bâtonnet de la couronne s'infléchit vers le pôle supérieur pour y rencontrer la branche intérieure (grise) du bâtonnet opposé, mais nous n'avons pu rendre la réalité par la gravure.

La fig. 253 *c* indique schématiquement cette union. Elle suppose les bâtonnets vus par le pôle supérieur, et en projection sur un plan. On y voit que les branches noires ou extérieures, *e*, d'un côté, s'unissent avec les branches grises ou intérieures, *i*, du côté opposé, et vice-versa : il en résulte un boyau continu.

FIG. 254 à 267 : *Squilla mantis*. — Gr. 1/18, 1.

FIG. 254. Noyau au repos dont les circonvolutions nucléiniennes sont bien distinctes.

FIG. 255. Scission du peloton en tronçons épars.

FIG. 256. Ces tronçons se mettent en mouvement vers l'équateur; le fuseau et les asters sont formés.

FIG. 257. Couronne équatoriale à bâtonnets recourbés.

FIG. 258. Deux couronnes à bâtonnets érigés : *a*, avant la division; *b*, après la division longitudinale; *m*, plaque de la première division transformée en membrane.

FIG. 259. Séparation des bâtonnets jumeaux de la couronne après la division longitudinale.

FIG. 260. Ils arrivent aux pôles.

FIG. 261. Scission de la forme pelotonnée en anses parallèles dès le début.

FIG. 262. Étape précédant la couronne.

FIG. 263. La figure précédente en coupe optique équatoriale.

FIG. 264. Scission du boyau en longs tronçons qui se croisent à l'intérieur du noyau; le caryoplasma réticulé y est visible.

FIG. 265. En *a*, la membrane a disparu, et les tronçons se détendent dans le cytoplasme; ils se disposent ensuite parallèlement, pendant que le fuseau s'élabore en *b*.

FIG. 266. Les jeunes noyaux sont formés; la plaque bifurquée, *pc*, s'est établie dans le fuseau et le cytoplasme.

FIG. 267. La plaque est changée en membrane brillante, au milieu de laquelle on aperçoit encore le fuseau. Les noyaux commencent à se développer, et prennent peu à peu l'aspect qu'ils possèdent dans la fig. 254.

FIG. 268 : *Hydrophilus piceus* — Gr. L, 3.

Deux noyaux d'une jeune fibre musculaire : *a*, au repos ; *b*, en division, le boyau s'est scindé ça et là et le fuseau s'y est formé (p. 225).

FIG. 269 à 290 : Cellules graisseuses.

FIG. 269. Larve d'une *Libellula* indéterminée. — Gr. D, 1.

c. Les cols reliant les trois cellules primitives.

m. Membranes provenant de plaques anciennes. Sur la cellule du milieu la plaque nouvelle vient de se différencier en membrane. Il en est de même de la plaque ζ de la cellule-mère inférieure ; mais ici les deux cellules-filles ont grandi, et sont en voie de division à l'aide de plaques simultanées, qui apparaissent entre les noyaux, et qui s'avancent dans diverses directions.

FIG. 270 à 274 : *Acridium lineola*. — Gr. E, 1.

FIG. 270. Deux plaques simultanées *pc* ; elles sont bifurquées aux extrémités.

FIG. 271. La plaque est largement bifurquée, mais d'un côté seulement.

FIG. 272. Plaque doublement bifurquée ; elle est différenciée, hormis les branches *b*. L'étranglement φ se marque à l'équateur, vis-à-vis de la bifurcation.

On remarquera sur ces trois cellules, que l'anneau triangulaire, laissé en dehors de la bifurcation des plaques, est rempli de protoplasme granuleux.

FIG. 273. Deux cellules en division simultanée. En *C*, les plaques *pc* sont en formation ; en *B*, elles sont différenciées en membranes permanentes.

FIG. 274. Jeunes plaques nombreuses, divisant simultanément la cellule-mère ; une des cellules-filles demeure cependant binucléée.

FIG. 275 à 283 et 286 : *Morinus lugubris* (capricorne). — Gr. 1/18, 1.

FIG. 275. La plaque *pc* se marque sur le réticulum, elle traverse entièrement la cellule ; *e*, enclaves uratiques dont les unes sont plongées dans le cytoplasme, les autres au sein d'une grande vacuole bordée d'un liséré réticulé et membranoïde.

FIG. 276. La plaque granuleuse coupe la cellule ; au milieu elle paraît formée par la paroi commune des vacuoles qui entourent le noyau ; *v*, vacuoles sans enclave ; *e*, vacuole munie d'une enclave ; les deux sont limitées par une membrane réticulée.

FIG. 277. Plaque bifurquée, dont les branches *a* et *a'* se sont transformées en membrane permanente. La branche *b* disparaît, la branche *b'* reste jeune. En *j*, espace triangulaire avec protoplasme.

FIG. 278. La partie centrale de la plaque et les branches *a* se sont différenciées, tandis que les branches *b* sont restées rudimentaires ; φ , étranglement qui repousse le protoplasme *v* vers *b*. En *a*, ce protoplasme a été résorbé. La deux noyaux sont en voie d'étranglement.

FIG. 279. La plaque centrale *a*, et la branche *a* sont devenues membrane solide. L'étranglement a fait disparaître l'espace *j*, qui est encore intact de l'autre côté de la figure. La branche *b* disparaît.

FIG. 280. La plaque médiane est différenciée; les 4 arcs *b* ne le sont pas encore. L'étranglement φ semble avoir pour but de couper la zone *j*, en repoussant la membrane cellulaire *m* jusqu'à la plaque *a*.

FIG. 281. Trois cellules entourées par la membrane de la cellule-mère, *m*. En *j*, *j*, espace triangulaire de la première division binaire; *j'*, la même de la seconde division: le protoplasme en est digéré. Les arcs *x* de la membrane *m* venant à se dédoubler, on obtiendra un cyste. L'un des noyaux s'étrangle.

FIG. 282. Cellule *intercalée* ayant formé un massif cellulaire par division simultanée. Le noyau supérieur se segmente suivant son grand diamètre. Nombreux cristaux aciculaires d'urates.

FIG. 283. Colonie linéaire de semblables cellules; on remarquera leur réticulum rayonnant. En se divisant, les noyaux *a* ont rendu la cellule dicentrique. A la limite équatoriale des deux nouveaux réticulums, surgit une plaque complète: *pc*, avec ses granules; *pc'*, dépouillée de ses granules par l'eau potassée. Les cloisons qui séparent les deux cellules supérieures sont en voie de se dédoubler pour les mettre en liberté.

FIG. 286. Cellule-mère dont les quatre arcs de la plaque se sont transformés en membrane permanente; l'anneau protoplasmatique *j*, *j* est destiné à disparaître.

FIG. 284 et 285 : *Bombus campestris*. — Gr. F, 1.

FIG. 284. Cellule multinucléée.

FIG. 285. Les plaques et les cloisons se forment dans de semblables cellules: en *B*, simultanément; en *A*, successivement. *p* et *pc*, membranes; *pc'*, plaques en formation.

FIG. 287 et 288 : *Geotrupes bison*. — Gr. E, 1.

FIG. 287. Plaque oblique, sans bifurcation, et déjà différenciée. Les noyaux ont un boyau pelotonné au centre de la cellule; le caryoplasma réticulé est bien visible. En *x*, l'un de ces noyaux est en segmentation; le boyau s'est divisé en premier lieu.

FIG. 288. Plaque bifurquée dont les arcs *a* sont seuls différenciés; les arcs *b* s'évanouissent. En *e*, enclaves vacuoleuses, entourées d'une membranule réticulée.

FIG. 289 : *Eristalis tenax*. — Gr. E. 1; *x*, 1/18, 4.

Massif de cellules formé par la segmentation simultanée d'une cellule-mère. En *x*, noyau fortement grossi pour montrer le nucléole-noyau avec son filament nucléinien, et le caryoplasma richement réticulé.

FIG. 290 : Larve de *Simulia vernum*. — Gr. D, 2.

Massif cellulaire dont les cellules constitutantes primitives ne se tiennent plus que par une portion restreinte, *m*, de leurs cloisons séparatrices, le restant s'étant dédoublé pour former les méats intercellulaires, *i*. Elles sont en voie de division simultanée par la formation des plaques *pc*, qui apparaissent dans le cytoplasme entre les noyaux.

PLANCHE VIII. *Bacillus*. — *Scolopendra*.FIG. 291 à 299 : *Bacillus linearis*.

FIG. 291. Couronne équatoriale à bâtonnets droits.

FIG. 292. La nucléine déserte le centre des bâtonnets.

FIG. 293. Un sillon longitudinal se marque dans l'espace hyalin sous la forme d'une ligne sombre. Les flèches indiquent le sens suivant lequel les moitiés vont se séparer.

FIG. 294 et 295. Les moitiés ont opéré leur demi-révolution, et sont venues se placer l'une en haut, l'autre en bas; leur séparation définitive s'effectue.

FIG. 296. Elles sont complètement séparées, et vont descendre vers les pôles.

FIG. 297. Même étape sur une coupe pratiquée dans des matériaux durcis; les deux branches de chaque bâtonnet se sont fusionnées en une masse unique et compacte, ce qui ferait songer à une division transversale.

FIG. 298. Les nouveaux bâtonnets sont aux pôles.

FIG. 299. Les bâtonnets de la couronne, portant les premiers indices de division (fig. 292), ont abandonné l'équateur, et sont arrivés aux pôles sans achever leur séparation.

FIG. 300 à 314 : *Scolopendra dalmatica*. — Gr. 1/18, 1.FIG. 300. Cellule au repos. La membrane cellulaire, *m*, est épaisse et ponctuée. Le protoplasme est richement réticulé; on voit, à la partie inférieure, un grand nombre de trabécules étirées par l'aiguille (dessin aussi exact que possible). Le noyau renferme un boyau irrégulier et moniliforme, un caryoplasma réticulé, et un volumineux nucléole plasmatique, *np*.FIG. 301. Noyau, avec la portion contiguë du cytoplasme, au début de la scission du boyau. Le caryoplasma est en mouvement; on y voit des faisceaux de filaments divergents vers le centre. Le nucléole s'est fusionné. Les corpuscules polaires et les asters sont déjà visibles; ils sont à une très grande distance du noyau. La forme de celui-ci ne s'est pas encore modifiée, et sa membrane ponctuée, *mn*, persiste toujours.FIG. 302. La scission est achevée. On compte 20 bâtonnets, éparpillés par groupes. Le noyau a conservé sa forme et sa membrane. Les asters sont mieux marqués; on voit à la partie supérieure surtout, qu'ils sont dûs à la transformation du réticulum cytoplasmique. La portion du protoplasme, située entre le noyau et les asters, s'est éclaircie par l'atténuation des granules. Les corpuscules polaires, *cp*, n'ont pas subi de changement.

FIG. 304. Le noyau, toujours pourvu de sa membrane, s'allonge aux deux pôles. Les filaments fasciculés des deux figures précédentes s'ordonnent en fuseau intérieur. Il n'y a pas de corpuscules polaires dans cette cellule.

FIG. 305. La membrane nucléaire a disparu, le fuseau s'est achevé, et les bâtonnets se portent dans la région équatoriale. Le fuseau est indépendant du réticulum astérien. Il n'y a pas de corpuscules polaires.

FIG. 306. Le fuseau, en s'allongeant, a repoussé les corpuscules *cp* jusqu'au centre des asters, pour s'y appuyer. Les bâtonnets vont s'ordonner en couronne.

FIG. 307. Couronne équatoriale à 24 bâtonnets (dont 12 visibles); elle est un peu irrégulière. Comme dans la figure précédente, les asters intéressent tout le cytoplasme; cependant un grand nombre de trabécules relie les rayons, surtout à l'équateur.

FIG. 308. Couronne équatoriale, ou étape voisine, vue par le pôle; les bâtonnets n'y sont pas ordonnés rigoureusement; l'aster inférieur a été représenté.

FIG. 309. Aster naissant de la fig. 301, vu d'en haut; les trabécules du réticulum se marquent davantage dans le sens radial.

FIG. 310. Quelques bâtonnets d'une couronne équatoriale, dont plusieurs se divisent longitudinalement.

FIG. 311. Couronne équatoriale se disloquant. Les bâtonnets sont beaucoup plus minces et plus nombreux que dans les fig. 307 et 308; leur nombre accuse une division qui, à en juger par la longueur des bâtonnets, a dû être longitudinale. — Gr. $1/18$, 2.

FIG. 312. Les bâtonnets arrivent aux pôles. Il y en a de 20 à 24 dans chaque groupe. En x , on a représenté une couronne semblable, vue de face, du côté opposé à l'aster.

FIG. 313. Couronnes polaires en forme de croissant, à bâtonnets courts et trapus, pouvant provenir d'une division transversale. Les asters repassent à l'état de réticulum ordinaire.

Dans les trois figures précédentes, l'étranglement se marque très tôt, et coupe incontinent le fuseau. Absence totale de plaque fusoriale.

FIG. 314. La division du protoplasme est achevée; le boyau est apparemment reconstitué, mais le noyau supérieur n'a pas encore de membrane. Le réticulum est passé à l'état de repos. — Gr. $1/12$, 1.

BIBLIOGRAPHIE

- Auerbach* : a) Organologische Studien; Breslau, 1874.
 b) Ueber die streifige Spindelfigur bei der Vermehrung resp. Theilung der Zellkerne; Ber. der Münchener Naturf. Vers. 1877.
- Balbani* : a) Mémoires sur le développement des Aranéides; Annales des Sciences naturelles, Zoologie, 1873, 5^e série t. XVIII.
 b) Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire; Comptes rendus, Paris, 1876, t. LXXXIII, p. 831, et Gazette médicale de Paris, 1876, p. 565.
 c) Leçons faites au Collège de France; Journal de Micrographie de Pelletan, 1881, t. V, et 1882, t. VI.
- Belluci* : La caryocinèse dans la segmentation de l'œuf de l'axolotl; Archives italiennes de Biologie, 1885, t. VI, p. 52.
- Berthold* : Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel, 1880, t. II, p. 72.
- Blanc* : Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides; Bulletins de la Société vaudoise, 1880, 2^e série, t. XVII, p. 49.
- Blochmann* : Ueber directe Kerntheilung in d. Embryonalhülle d. Scorpione; Morpholog. Jahrbuch, 1885, t. X, p. 480.
- Bobretsky* : Ueber die Bildung des Blastoderms etc. bei Insecten; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, t. XXXI, p. 195.
- O. Bütschli* : a) Vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung; Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1875, t. XXV, p. 426.
 b) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien; Frankfurt, a. M. 1876.
 c) Zur Entwick. der Biene; Zeitsch. f. wiss. Zool, t. XX, 1870.
- J. B. Carnoy* : a) Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons; Bulletins de la Société royale de Botanique de Belgique, 1870, t. IX, p. 157.
 b) Prospectus de la « Biologie cellulaire »; Louvain, avril, 1883.
 c) La Biologie cellulaire, 1^{er} fascicule; Louvain, mai, 1884.
- Claus* : Organisation, etc. der Arguliden; Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1875, t. XXV.
- de la Vallette St George* : Ueber eine neue Art amöboider Zellen; Arch. f. mikrosk. Anat. 1865, t. I, p. 68.
- Donders* : Form, Mischung und Function der elementären Gewebetheil.; Ned. Lancet, 1851-1852, 3^e série, 1^{re} année. Id. : Zeitschr. für wiss. Zoologie, t. III, p. 348, et t. IV, p. 242.

- Emery* : Untersuch. über *Luciola italica*; Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1884, t. XL, p. 338.
- Flemming* : a) Beiträge zur Kenntniss der Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen; Arch. für mikr. Anat., 1880, t. XVIII.
 b) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung; Leipzig, 1882.
 c) Zur Kenntniss der Regener. d. Epidermis b. Säugethiere, Arch. f. mikr. Anat., 1884, t. XXIII, p. 148:
 d) Studien üb. Regener. d. Gewebe; Arch. für mikr. Anat., 1885, t. XXIV, p. 50.
- Fol* : a) Études sur le développement des mollusques; Archives de Zoologie expérimentale, 1875, t. IV, p. 1.
 b) Recherches sur la fécondation etc. des animaux; Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, 1879, t. XXVI, p. 296.
- Ganin* : Beiträge z. Erkenntniss, etc.; Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XIX, 1869.
- Geoffroy St-Hilaire* : Histoire génér. natur., t I, p. 432.
- Gilson* : Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes; la Cellule, 1884, t. I, p. 12.
- V. Graber* : Ueber den propulsatorischen Apparat der Insecten; Arch. für mikr. Anat., 1873, t. IX, p. 129.
- Grobbe* : Männliche Geschlechtorgane der Dekapoden; Arbeiten aus den zool. Institut d. Univers. Wien, 1878.
- Grüber* : a) Die Theilung der monoth. Rhizopoden; Zeitschr. f. wiss. zool., 1881, t. XXXVI, p. 104.
 b) Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einig. Protozoen; Zeitschr. für wissensch. Zoologie, 1883, t. XXXVIII, p. 372.
- Guignard* : a) Nouvelles observations sur la structure et la division du noyau cellulaire; Bullet. de la Société botanique de Lyon, 1884.
 b) Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire; Annales des sciences naturelles, Botanique, 1884, 6^e série, t. XVII.
- Henneguy* : Division cellulaire etc.; Congrès de la Rochelle, 1882; tiré à part.
- R. Hertwig* : a) Inaug. Dissert. Leipzig, 1877.
 b) Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemipara; Jenaische Zeitschrift, 1877, t. XI, p. 149.
 c) Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie d. Zelle; Heft 1, Jena, 1884 : Die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni.
- Heuser* : Beobachtungen über Zellkerntheilung; Botanische Centralblatt, 1884, t. XVII.
- Hofmeister* : Die Lehre v. d. Pflanzenzelle; Leipzig, 1867.
- Hoppe-Seyler* : Physiologische Chemie; Berlin, 1877.
- F. Johow* : a) Unters. üb. d. Zellkerne, etc. Inaug. Dissert.; Bonn. 1880.
 b) Die Zellkerne von Chara foetida; Botanische Zeitung, 1881, p. 729.

- Koelliker* : Vorl. Mitth. üb. d. Bau d. Rückenmarks; Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1857, t. IX.
- Kossel* : a) Untersuch. üb. die Nuclein, u. ihre Spaltungsprod.; Strasb. 1881.
b) Zur Chemie des Zellkerns; Zeitschr. f. physiol. Chemie, 1881, t. VII, p. 7.
- Kühne et Ewald* : Ueber ein neue Bestandtheil d. Nervensystem; Verhandl. d. nat. med. Vereins zu Heidelberg, 1876, t. I, p. 457.
- Lavdowski* : Mikrosk. Untersuch. einiger Lebensvorgänge d. Blutes; Virchow's Archiv, 1884.
- Leydig* : a) Zum feineren Bau bei Arthropoden; Arch. f. Anat. u. Phys., 1855, p. 376.
b) Lehrbuch der Histologie; Hamm, 1857.
c) Untersuch. zur Anatomie und Histologie d. Thiere; Bonn, 1883.
- Mark* : On early stages in the embryology of *Limax campestris*; Zoolog. Anzeiger, 1879, p. 493.
- Mayzel* : a) Recherches sur le mode de division du noyau; Gazeta lekarska 1875 et 1876, dont résumé dans Virchow's Jahresbericht, 1877, p. 27, et dans Schwalbe's u. Hoffman's Jahresber. t. V, p. 36 et t. VI, p. 25.
b) Sur la division du noyau des Liparis et autres sphingidés; Publications de la Société des méd. et des natural. polonais. Cracovie, 1881, dont résumé dans Schwalbe's und Hoffman's Jahresber, 1883, t. X, p. 24.
- E. Mecznikow* : a) Beiträge zur Kenntniss der Chilopoden; Zeitschr. für wiss. Zool., 1865, t. XV, p. 328.
b) Embryol. Studien an Insecten; Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XVI, 1866.
- M. Nussbaum* : a) Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch., in Bonn, 1882.
b) Ueber die Veränderungen d. Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, etc.; Archiv für mikrosk. Anatomie, 1884, t. XXIII, p. 155.
- W. Pfitzner* : a) Beobacht. über weit. Vorkommen d. Karyokinesis; Arch. für mikrosk. Anatomie, 1882, t. XX, p. 127.
b) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns; Archiv f. mikr. Anat., 1883, t. XXII, p. 616.
c) Zur morpholog. Bedeutung des Zellkerns; Morpholog. Jahrbuch., 1885, t. XI.
- C. Rabl* : Ueber Zelltheilung; Morphol. Jahrbuch, 1884, t. XI, p. 214.
- L. Ranvier* : Traité technique d'Histologie; Paris, 1875-1882.
- C. B. Reichert* : Ueber Furchungsprocess der Batrachier Eier; Müller's Archiv, 1841, p. 523.
- Remak* : Neurologische Erläuterungen; Müller's Archiv, 1844, p. 469.
- Sabatier* : Sur la spermatogénèse des crustacés décapodes; Comptes rendus, 1885, février.

- Schenk* : Bildung d. homog. Zwischensubstanz am Eichen d. Wirbellosen ; Mittheil. a. d. embryolog. Institut, Wien, 1882.
- W. Schleicher* : Die Knorpelzelltheilung ; Archiv f. mikr. Anat., 1879, t. XVI, p. 248.
- Fr. Schmitz* : a) Beobachtung üb. d. vielkernigen Zellen d. Siphonocladaceen, Halle, 1879.
b) Sitz. d. niederrh. Gesellsch., 1879.
- Nicolaus Sograf* : Matériaux pour servir à la connaissance du développement embryonnaire du *Geophilus ferrugineus* et du *G. proximus*; Moskou, 1883.
- F. Spangenberg* : Zeitsch. f. wiss. Zoologie, 1875, t. XXV, Supplém., p. 25.
- Strassburger* : a) Zellbildung u. Zelltheilung, 1^{re} édition, 1875. Traduction française par KICKX, 1876.
b) Zellbildung und Zelltheilung, 3^e édition, 1880.
c) Ueber den Bau u. d. Wachsthum der Zellhäute; Jena, 1882.
d) Ueber d. Theilungsvorgang der Zellkerne, etc.; Arch. f. mikr. Anat., 1882, t. XXI, p. 476.
e) Die Controversen d. indir. Kerntheilung; Arch. f. mikr. Anat. 1884, t. XXIII, p. 246.
- Strasser* : Zur Entwickl. etc.; Morphol. Jahrbuch, 1879, t. V, p. 310.
- Ferruccio Tartuferi* : Ueb. d. feiner. Bau d. Kerns; Centralblatt für medicin. Wissenschaften, 1881, p. 346.
- Treub* : Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux; Archives néerlandaises, 1880, t. VI, p. 39.
- E. Van Beneden* : a) Mémoire sur les dicyémides; Bull. de l'Acad. royale de Belgique, 1876.
b) Recherches sur la maturation et la fécondation de l'*Ascaris megalcephala*; Archives de Biologie, 1883, t. IV, p. 563.
- E. Van Beneden* : La spermatogénèse de l'ascaride mégalocephale; Bull. de l'Acad. et C. Julin royale des sciences de Belgique, 1884.
- Max Weber* : Anatomische über Trichonisciden; Archiv. für mikr. Anat., 1881, t. XIX, p. 579.
- H. Ritter v. Wielowiejski* : a) Studien üb. die Lampyriden; Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1882, t. XXXVII, p. 365.
b) Ueber den Fettkörper von *Corethra plumicornis* u. seine Entwicklung.; Zool. Anz., 1883, p. 318.
- Ludwig Will* : Zur Bild. d. Eies u. d. Blastoderms, b. d. vivip. Aphiden; Arbeiten der zoolog. Institut in Würzburg, 1883, t. VI; tiré à part.
- Witlaczil* : Entwicklungsgeschichte der Aphiden; Zeitsch. f. wiss. Zoologie, 1880, t. XL, p. 559.
- Zacharias* : a) Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns; Botan. Zeitung, 1881, p. 169.
b) Ueber Eiweiss, Nuclein u. Plastin; Botan. Zeit., 1883, p. 209.
c) Botan. Zeitung, 1885, p. 204.
- Zeller* : Untersuch. üb. d. Fortpflanz. u. Entwickl. d. Opalinen; Zeitsch. f. wiss. Zool., 1877, t. XIX.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES GROUPES ET DES ESPÈCES.

- Acanthonyx lunulatus, 222, 307.
Acridium lineolea, 252, 258, 261, 333.
Actinosphaerium Eichhorni, 247, 341, 354, 358, 374, 398.
Æthusa mascarone, 222,
Agelena, 289, 293.
Aphrophora spumaria, 193, 219, 228, 230, 286, 390, 403.
Algues, 216, 238, 379, 397.
Animaux, 238, 339, 374, 376, 391, 397.
Aphidiens; Aphis rosæ, 217, 234, 245.
Arachnides, 198, 223, 289, 355, 389, 402.
Aranéides, 289, 296, 325, 333, 342, 343.
Arctia fuliginosa, 275.
Armadillo asellus, 221, 222, 307, 323, 325.
Ascaris megaloccephala, 227, 260, 337, 394.
Asellus aquaticus, 307, 323, 333.
Astacus — fluviatilis, — leptodactylus (écrevisse), 222, 247, 249, 318, 319, 326, 334, 346, 349, 353,
369, 377, 383, 398, 405, 407.
Axolotl, 364.

Bacillus linearis, 252, 264, 268, 273, 278, 281, 294, 324, 326, 333.
Batraciens, 227, 329, 339
Blatta germanica, 245, 246, 340.

Calopteryx virgo, 279.
Caricnus menas, 203, 307, 314.
Carides, 309.
Cetonia hirtella, 269, 272, 273, 278, 294, 324, 333.
Champignons, 238, 379.
Characés, 221, 226, 397.
Chelonia Caja, 232, 275, 348.
Chilopodes, 204, 209,
Chondracanthus gibbosus, 204
Cirolana, 221.
Clibanarius misanthropus, 307.
Clubiona, 289, 291, 292, 294, 295.
Codium — bursaria, 357, 358, 374, 397.
Cœlentérés, 204.
Coléoptères, 249, 269, 286, 294, 325, 342, 348, 361, 389.
Corethra plumicornis, 233.
Crangon — cataphractus, — vulgaris, 228, 307, 309, 319, 325, 333, 353.
Crustacés, 307, 325, 348, 349, 354, 377, 393, 394, 402.
Cursoria, 263.
Cymbulia Peronii, 204, 205.

- Décapodes, 227, 307, 312.
 Diatomées, 381.
 Dicyémides, 373.
 Diptères, 286.
 Distomum clavigerum, 388.
 Dorippe lanata, 222.
 Dromia vulgaris, 307, 316, 317, 398.
 Edriophthalmes, 307, 323.
 Eristalis tenax, 226, 233, 340.
 Eryphia spinifrons, 307.
 Eupagurus Prideauxii, 307.
 Feronea —anthracina, —nigerrima, 269, 273, 278, 324, 333.
 Forficula auricularia, 252, 263, 321, 333.
 Fritillaria, 202.
 Gammarus pulex, 228, 307.
 Gebia littoralis, 307.
 Geophilus, 298.
 Geotrupes bizon, 226, 233, 340.
 Gressoria, 264.
 Gryllotalpa vulgaris, 217, 228, 230.
 Harpalus griseus, 269, 272, 274, 387.
 Hémiptères, 249, 286.
 Homarus, 349.
 Hydrophilus piceus, 222, 224, 269, 272, 340, 399.
 Idotea, 199, 207, 221, 222, 402.
 Inachus scorpio, 222, 307.
 Infusoires, 216, 353, 358, 389.
 Isopodes, 199.
 Lampyris noctiluca, 232, 236.
 Lepas anatifera, 232, 236.
 Lépidoptères, 217, 234, 236, 275, 286, 294.
 Leucocytes, 227, 399.
 Libellula —depressa, 195, 199, 249, 279, 325, 333.
 Ligia, 194, 221, 228, 230.
 Lilium candidum, 332.
 Limax, 373, 374.
 Limnæus auricularis, 373.
 Liparis, 246, 249, 278, 329.
 Lithobius forficatus, 194, 195, 201, 205, 208, 223, 298, 325, 340, 342, 348, 351, 362, 378, 391, 405.
 Locusta viridissima, 252.
 Lupa hastata, 222, 307.
 Lycosa, 289, 294, 295.
 Lysianassa spinicornis, 199.
 Maja squinado, 307.
 Majanthemum bifolium, 332, 383.
 Monocotylées, 339.
 Mucorinées, 238, 379, 394.
 Musca vomitoria, 245, 249, 286.
 Myriapodes, 223, 298, 349, 379, 380, 386, 391, 392, 394, 402.

Nepa cinerea, 202, 286.

Nephthys scolopendroïdes, 202, 351.

Névroptères, 249, 282.

Oedipoda cœrulea, 252, 258, 261, 333.

Oniscus asellus, 194, 199, 207, 221, 222, 228, 230, 307, 325, 402.

Opalina ranarum, 357, 389, 398.

Ophioglossées, 226.

Orthoptères, 252, 325.

Paguristes maculatus, 307.

Pagurus — *bernhardus*, — *callidus*, — *striatus*, 194, 207, 307, 312, 316, 317, 325, 342, 345, 347, 349, 398.

Panorpa communis, 194, 195, 196, 203, 205, 208, 209, 282, 340, 342, 343, 355, 361, 362, 377.

Paramœcium bursaria, 400.

Paris quadrifolia, 332, 383.

Pelobates fuscus, 202, 399.

Periplaneta orientalis, 216, 228.

Phalangides, 199, 291, 297, 388.

Pieris, 232.

Pirimela denticulata, 222.

Pyrola minor, 383.

Platycleis griseus, 252.

Porcellana, 222.

Portunus — *depurator*, — *holsatus*, 307, 312.

Pinnularia viridis, 381.

Procustes coriaceus, 269.

Protistes, 216, 342, 353, 359, 374, 398 à 401.

Pseudonévroptères, 279.

Salamandre, 338.

Sauterelles, 199, 212, 252, 325, 342, 343, 344, 346, 389.

Scolopendra dalmatica, 194, 207, 209, 298, 302, 325, 326, 333, 340, 341, 342, 344, 348, 349, 364, 377, 379, 383.

Scorpio occitanus, 216, 289, 292, 294, 297.

Scutigera arachnoïdes, 298, 340.

Scyllarus arctus, 307.

Scyllium canicula, 223.

Sirodon pisciformis, 227.

Spirochona gemmipara, 362, 373, 389, 400, 401.

Squilla mantis, 307, 312, 333, 393.

Stenobothrus — *pratorum*, — *viridulus* ou *bicolor*, 246, 249, 252, 258, 267.

Steropus madida, 269, 277, 286, 347, 387, 390.

Stomatopodes, 307.

Styлонichia mytilus, 399, 400.

Succinea Pfeiferi, 373.

Syrphus, 286.

Tegenaria — *atrica*, 249, 289, 292, 294, 295.

Thamnidium, 395.

Trichia fallax, 358.

Triton alpestre, 374.

Vallonia, 397, 398.

Végétaux, 216, 238, 241, 339, 361, 364, 374, 376, 379, 381, 394.

Xantho rivulosus, 222, 307.

Xylocopa, 234.

Zygnema, 379.

TABLE DES MATIÈRES

| | PAGES |
|-----------------------------|-------|
| But du mémoire | 191 |
| Division générale | 192 |

INTRODUCTION.

I. Constitution de la cellule des arthropodes à l'état quiescent.

| | |
|---|-----------|
| 1° Le protoplasme est structuré | 193 |
| 2° La membrane l'est également | 194 à 197 |
| 3° Le noyau ne l'est pas moins | 197 à 209 |
| A. Élément ou boyau nucléinien | 198 |
| B. Élément protoplasmique ou caryoplasma | 201 |
| C. Membrane nucléaire | 206 |
| D. Nucléoles : ils sont de diverse nature | 207 |

II. Méthode suivie dans les recherches et les observations.

| | |
|--|-----------|
| L'étude de la caryocinèse est difficile chez les arthropodes | 209 |
| Méthodes de fixation | 210 |
| Dissociation des objets frais; sa nécessité et ses avantages | 212 à 214 |

PREMIÈRE PARTIE.

DIVISION DIRECTE OU ACINÉTIQUE.

CHAPITRE I.

Division directe du noyau.

| | |
|--|-----|
| Historique | 216 |
| A. <i>Tissus fixes et adultes.</i> | |
| I. Capsule ovarique de la <i>Gryllotalpa</i> | 217 |
| II. Épithélium intestinal et tubes de Malpighi de l' <i>Aphrophora</i> | 219 |
| III. Épithélium intestinal des crustacés : <i>Oniscus</i> , <i>Ligia</i> , <i>Armadillo</i> , <i>Idotea</i> , <i>Cirolana</i> | 221 |
| IV. Fibres musculaires | 221 |

B. *Tissus actifs.*

| | |
|--|-----|
| I. Tubes testiculaires : Des crustacés, eu particulier des édriophthalmes | 222 |
| Des insectes, des arachnides et des myriapodes | 223 |
| Segmentation du nucléole-noyau, et caryocinèse incomplète du noyau des <i>Lithobius</i> | 224 |
| II. Embryon et larve de l'hydrophile. | |
| 1° Plaque ventrale | 224 |
| 2° Jeunes fibres musculaires | 225 |
| III. Cellules graisseuses | 225 |

CHAPITRE II.

Division directe du protoplasme.

| | |
|---|-----|
| Historique | 226 |
| Animaux et tissus où cette division a été constatée | 228 |

| | PAGES |
|---|-------|
| I. | |
| Mode suivant lequel elle s'opère dans la plupart des tissus | 229 |
| Critique des observations | 231 |
| II. | |
| Mode suivant lequel elle s'opère dans les cellules graisseuses. | |
| 1° Organisation de ces cellules; leur nature diverse | 232 |
| 2° Leur origine | 234 |
| 3° Constitution du tissu graisseux | 235 |
| 4° Plasmodiérèse de ces éléments | 237 |
| A. Ils se multiplient par voie acinétique | 237 |
| B. Mais à l'aide d'une plaque cellulaire | 238 |
| a) Apparition de la plaque | 238 |
| b) Sa formation, sa constitution | 239 |
| c) Sa différenciation en membrane permanente | 240 |
| Conséquences de ce mode de division | 243 |
| Conclusions de la Première Partie | 244 |

SECONDE PARTIE.

DIVISION INDIRECTE OU CINÉTIQUE.

| | |
|--|-----------|
| Bibliographie; analyse des travaux antérieurs. | 245 à 249 |
|--|-----------|

CHAPITRE I.

La caryocinèse ou la division cinétique du noyau.

| | |
|--|-----|
| Observations sur les diverses phases de la caryocinèse. Deux phases principales; leurs rapports avec celles de STRASBURGER et de FLEMMING. | 250 |
|--|-----|

I.

INSECTES.

Orthoptères, Pl. II, Fig. 15 à 55; Pl. VIII, Fig. 291 à 299 (1).

| | |
|--|-----------|
| Animaux étudiés. Deux types de caryocinèse. | 252 |
| Premier type : scission en bâtonnets éparpillés | 252 à 266 |

I. Saltatoria, sauterelles, Pl. II, Fig. 15 à 48.

A. Première phase : formation de la couronne.

| | |
|---|------------|
| 1° A bâtonnets recourbés | 252 à 255 |
| La forme pelotonnée et sa scission | 252 |
| Changements qui surviennent dans le noyau pendant la formation du fuseau. | 253 et 254 |
| Apparition des asters dans le cytoplasme | 253 |
| Irruption polaire des granules de l'enchylème dans le noyau; effets qu'ils produisent dans le fuseau. | 254 et 255 |
| La filaments du fuseau sont continus à l'équateur | 255 |
| 2° A bâtonnets droits | 256 |

B. Seconde phase : 1° formation des couronnes polaires; 2° reconstitution des noyaux.

| | |
|---|-----|
| a) Dislocation de la couronne avant la division longitudinale | 257 |
| b) Après cette division | 258 |
| c) Le retour des bâtonnets peut se faire perpendiculairement à l'axe du fuseau. | 259 |
| d) La division longitudinale se fait parfois seulement dans les couronnes polaires. | 261 |
| e) Phénomènes qui accompagnent la formation des noyaux nouveaux | 262 |

II. Cursoria, Pl. II, Fig. 49 à 55.

| | |
|--|-----|
| Exposé sommaire des phénomènes de la caryocinèse chez la forficule | 263 |
|--|-----|

(1) Il s'est glissé une erreur dans les chiffres de cet en-tête, à la page 252.

| | PAGES |
|--|------------|
| III. <i>Gres-oria</i> , <i>Bacillus</i> , Pl. VIII, Fig. 291 à 299. | |
| Description de la division longitudinale des bâtonnets de la couronne équatoriale. | 264 |
| Cette division peut faire défaut | 267 |
| Second type : scission en anses parallèles | 267 |
| Critique des observations antérieures. | 268 |
| II. Coléoptères. Pl. IV, Fig. 113 à 162. | |
| Animaux étudiés | 269 |
| <i>Première phase.</i> | |
| Les deux modes de scission de la forme pelotonnée | 269 |
| Description des phénomènes qui se succèdent dans le mode parallèle, jusqu'à la formation de la couronne | 270 |
| Formation du fuseau; irruption du protoplasme dans le noyau | 270 et 271 |
| Les deux sortes de couronne équatoriale | 271 |
| <i>Seconde phase.</i> | |
| a) Dislocation de la couronne sans division préalable des bâtonnets | 272 |
| b) Dislocation de la couronne accompagnée de division; description de la division longitudinale chez la <i>Feronca</i> et la <i>Cetonia</i> | 273 |
| Les couronnes polaires, et la reconstitution des noyaux | 274 |
| III. Lépidoptères, Pl. III, Fig. 89 à 100. | |
| Analogie de leur caryocinèse avec celle des coléoptères | 275 à 277 |
| <i>Première phase.</i> | |
| La forme pelotonnée | 276 |
| Formation de la couronne équatoriale chez la <i>Chelonia</i> : Après la scission en bâtonnets éparpillés; | 276 |
| Après la scission parallèle | 277 |
| Les deux modes de scission de la forme pelotonnée ne se rencontrent pas simultanément dans un même cyste. | 277 |
| Il existe néanmoins des transitions entre eux. | 276 |
| <i>Seconde phase</i> | |
| Nous n'avons pas observé de dislocation sans division équatoriale | 278 |
| Les caractères de cette division sont douteux; d'après certaines images, elle pourrait être longitudinale | 278 |
| IV. Pseudonévroptères. Pl. II, Fig. 56 à 60. Pl. III, Fig. 61 à 81. | |
| Animaux étudiés | 279 |
| <i>Première phase.</i> | |
| Formation de la couronne chez la <i>Colopteryx virgo</i> | 279 |
| Formation de la couronne chez la <i>Libellula depressa</i> | 280 |
| On rencontre des formes de transition entre les deux modes de scission de la forme pelotonnée. Dans ces deux espèces on observe des fuseaux intérieurs, avant la résolution de la membrane nucléaire | 280 |
| <i>Seconde phase.</i> | |
| Les couronnes se disloquent avant ou après la division équatoriale | 281 |
| La division longitudinale peut être retardée jusqu'au stade polaire | 281 |
| V. Névroptères, Pl. III, Fig. 82 à 88. | |
| Le protoplasme et le noyau des cellules testiculaires de la <i>Panorpa communis</i> | 282 |
| Formation de la forme pelotonnée à l'aide des nucléoles nucléiniens | 283 |
| Élaboration du fuseau | 284 |
| Description de la formation des asters aux dépens du réticulum cytoplasmatique; leur constitution | 284 et 285 |
| On peut admettre la division équatoriale. La reconstitution des noyaux est remarquable. | 285 |

| VI. Diptères, Pl. IV, Fig. 163. | | PAGES |
|--|--|-------|
| La caryocinèse des diptères est calquée sur celles des lépidoptères et des coléoptères. | | 286 |
| VII. Hémiptères, Pl. III, Fig. 101 à 112. | | |
| Constitution des cellules testiculaires. | | 286 |
| La forme pelotonnée et sa double scission. La formation des couronnes se fait comme dans les groupes précédents | | 286 |
| Les bâtonnets se retirent parfois vers les pôles, sans avoir subi de division à l'équateur; néanmoins on peut y admettre aussi la division équatoriale | | 287 |
| Le boyau nucléinien se refait tôt, et vraisemblablement par soudure latérale | | 288 |

II.

ARACHNIDES.

Pl. V. Fig. 164 à 202.

| | | |
|--|--|-----------|
| Animaux étudiés | | 289 |
| I. Première phase. | | |
| 1. <i>Aranéides</i> . | | |
| Distribution parallèle des anses du boyau; forme pelotonnée qui en dérive chez la <i>Tegenaria atrica</i> | | 289 |
| La membrane nucléaire disparaît tôt; effets qui en résultent. | | 289 |
| Formation de la couronne; distribution des bâtonnets | | 290 |
| Formation des couronnes, à l'aide de tronçons éparpillés, chez une <i>Clubiona</i> | | 291 |
| II. <i>Phalangides</i> . | | |
| Forme pelotonnée parallèle; diverses sortes de couronnes. | | 291 |
| III. <i>Scorpionides</i> . | | |
| Formation de la couronne, à l'aide de bâtonnets éparpillés, dans le <i>Scorpio occitanus</i> ; les bâtonnets occupent tous la périphérie du fuseau | | 292 |
| II. Seconde phase. | | |
| 1° Formation des couronnes polaires. | | |
| a) La division longitudinale a souvent lieu au sein de la couronne équatoriale; la manière dont elle s'exécute | | 292 à 294 |
| b) Elle peut être retardée jusqu'à la phase polaire; en tous cas, la dislocation de la couronne peut se faire sans division préalable | | 295 |
| c) Les couronnes polaires sont d'une grande régularité | | 294 |
| 2° Reconstitution des noyaux. | | |
| a) Reformation du boyau par soudure diamétrale, d'où résulte la structure à la fois rayonnée et parallèle du noyau au repos | | 296 |
| b) Axe organique; axe de figure du noyau | | 296 |
| c) Soudure en zigzag qui s'observe parfois chez les phalangides; son influence sur l'aspect du noyau au repos | | 297 |

III.

MYRIAPODES.

Pl. VI, Fig. 203—217; Pl. VIII, Fig. 300—314.

| | | |
|---|--|-----|
| Animaux étudiés | | 298 |
| I. Premier groupe : lithobiïdes, Fig. 203—217. | | |
| Constitution de leur noyau et de leur nucléole-noyau. | | 298 |
| <i>Première phase.</i> | | |
| Changements internes du noyau, résolution de la membrane du nucléole, et formation de la forme pelotonnée; double scission de cette forme | | 298 |
| Formation des diverses sortes de couronnes, consécutive à ces deux modes de scission. | | 299 |
| Lieu d'apparition des asters | | 300 |

| | |
|---|------------|
| <i>Seconde phase.</i> | PAGES |
| Phénomènes qui se passent dans la couronne; incertitude à leur égard. | 300 |
| Disparition des asters | 301 |
| La reconstitution des noyaux se fait en deux temps : | |
| a) Formation du nucléole et de sa membranule | 301 |
| b) Formation du noyan et de sa membrane | 302 |
| Dans certains cas le noyan peut rester à l'état de nucléole-noyan | 302 |
| II. Second groupe : Scolopendrides, Fig. 300—314. | |
| Constitution des cellules et du noyan quiescent de la <i>Scolopendra dalmatica</i> ; ce noyan diffère de celui des <i>Lithobius</i> | 302 |
| <i>Première phase.</i> | |
| a) Développement peu marqué de la forme pelotonnée, segmentation du boyan, fusion du nucléole | 303 |
| b) Formation graduelle du fuseau, à l'aide du caryoplasma, dans le noyan fermé. | 303 |
| c) Formation et développement progressif des asters aux dépens du réticulum cytoplasmique; corpuscules polaires | 304 et 305 |
| d) Achèvement de la couronne et du fuseau; celui-ci demeure indépendant des asters. | 304 |
| <i>Seconde phase.</i> | |
| Il y a probablement une division longitudinale à l'équateur | 305 |
| Les asters repassent lentement au réticulum cytoplasmique | 306 |

IV.

CRUSTACÉS.

Pl. VI, Fig. 219—241, Pl. VII, Fig. 244—267.

| | |
|---|-----|
| Animaux où la caryocinèse a été étudiée | 307 |
|---|-----|

I. Stomatopodes : *Squilla mantis*, Fig. 254—267.

| | |
|--|-----|
| La couronne se forme à la suite des deux modes de scission du boyau; la scission en anses parallèles est amenée de diverses manières | 308 |
| La division longitudinale se fait à l'équateur. | 309 |

II. Carides : *Crangon cataphractus*, Fig. 247—253.

| | |
|--|-----|
| Structure radiée et parallèle du noyan quiescent | 309 |
| Enclaves plastino-albuminoïdes, ou « Nebenkern » | 310 |

Première phase.

| | |
|--|-----|
| La forme pelotonnée est peu accentuée; la scission est successive. Les bâtonnets sont distribués dans toute l'épaisseur de la couronne | 310 |
| Les « Nebenkern » se placent symétriquement aux deux pôles pendant la division. | 311 |

Seconde phase.

| | |
|--|-----|
| Changements des bâtonnets à l'équateur, qui indiquent une division longitudinale. | 311 |
| Régularité des couronnes polaires; reconstitution du boyau; pôles organiques bien accentués. | 312 |

III. Décapodes : *Portunus*, *Pagurus*, etc., Fig. 230—241, 244 et 245.I. *Caryocinèse normale.*

| | |
|---|-----|
| Scission de la forme pelotonnée en bâtonnets épars, formation de la couronne | 313 |
| On peut admettre la division longitudinale | 313 |
| A mesure que les asters s'effacent, le réticulum se reconstitue dans le cytoplasme. | 314 |

II. *Particularités diverses.*

| | |
|--|------------|
| a) Diverses figures des crabes. | 314 |
| b) Figures qui représentent probablement la scission parallèle du boyau | 315 |
| c) Caryocinèse intérieure, rappelant la caryocinèse des protistes et la division acinétique, chez le <i>Pagurus striatus</i> , le <i>Pagurus callidus</i> , la <i>Dromia vulgaris</i> , etc., etc. | 316 et 317 |

| Observations antérieures : <i>Astacus</i> , Fig. 246, $\alpha-j$, x et y . | | PAGES |
|---|-------------------|-------|
| Au commencement de la caryocinèse, certaines figures sont intérieures; on y voit cependant des asters et des corpuscules polaires | | 318 |
| <i>Première phase.</i> | | |
| La forme pelotonnée est peu apparente; sa scission est successive | | 319 |
| Formation de la couronne; d'abord pleine, elle se creuse bientôt et ne présente plus aucun bâtonnet intérieur | | 320 |
| Les corpuscules polaires peuvent apparaître dans toute la cellule | | 321 |
| <i>Seconde phase.</i> | | |
| On n'a observé que la division équatoriale transversale; en descendant les bâtonnets forment deux couronnes creuses | | 322 |
| Parfois la division est incomplète à l'équateur | | 323 |
| IV. Édriophthalmes, Fig. 220—229. | | |
| Forme pelotonnée de l' <i>Armadillo</i> et de l' <i>Asellus</i> ; formation de la couronne après le double mode de scission de cette forme. | 323 et 324 | |
| Division longitudinale des bâtonnets de la couronne équatoriale chez l' <i>Asellus</i> | 324 | |
| Conclusions du premier chapitre. | | |
| § I. <i>Changements de la partie nucléinienne du noyau.</i> | | |
| I. La forme pelotonnée existe chez les arthropodes; elle est variable | 325 | |
| II. La scission se fait suivant deux modes différents | 326 | |
| III. Le mode de formation de la couronne dépend du mode de scission | 326 | |
| IV. Variations de la couronne équatoriale : | | |
| 1 ^o Quant à la distribution des bâtonnets | 327 | |
| 2 ^o Quant à leur position | 327 | |
| 3 ^o Quant à leur forme : couronnes à bâtonnets recourbés, et à bâtonnets droits | 327 à 329 | |
| V. Les phénomènes qui se passent au sein des couronnes sont variables : | | |
| 1 ^o Leur dislocation s'effectue sans division | 330 à 332 | |
| 2 ^o Elle est accompagnée de division : | | |
| Soit longitudinale | 333 | |
| Soit transversale | 334 | |
| VI. La division longitudinale peut être différée jusqu'à l'étape des couronnes polaires | 336 | |
| VII. Le retour des bâtonnets aux pôles se fait de deux manières; les bâtonnets conservent leur indépendance dans les couronnes polaires | 337 | |
| VIII. Le boyau se reconstitue de diverses manières, et à des moments différents. Variabilité des phénomènes biologiques; valeur des schémas | 337 338 et 339 | |
| § II. <i>Changements du caryoplasma.</i> | | |
| IX. Le fuseau est une production du noyau | 340 | |
| L'enchylème peut prendre part à sa formation, mais non le réticulum cytoplasmatique | 342 et 343 | |
| X. Le fuseau, comme le noyau, constitue un tout autonome et continu | 344 | |
| Comparaison entre le fuseau et les asters | 345 | |
| Autonomie du noyau | 346 | |
| § III. <i>Changements qui surviennent dans le cytoplasme.</i> | | |
| XI. Les asters ne sont qu'une modification passagère du réticulum cytoplasmatique; leurs caractères sont variables | 347 | |
| XII. Les corpuscules polaires dérivent de l'enchylème; ils se présentent sous divers aspects | 349 | |
| XIII. Ce sont les éléments nucléiniens qui élaborent les nouveaux noyaux | 350 | |
| XIV. La majeure partie du fuseau devient partie intégrante du cytoplasme | 352 | |
| XV. Les « Nebenkern » des auteurs ne subissent pas de modification intérieure, mais ils peuvent se déplacer pendant la division | 352 | |

§ IV. *Application des résultats obtenus à la caryocinèse des protistes.* PAGES

| | |
|---|-----|
| 1° A la caryocinèse du nucléole des infusoires | 353 |
| 2° A celle de l' <i>Actinosphaerium</i> | 354 |
| 3° A celle de l' <i>Opalina</i> , des <i>Codium</i> , etc. | 357 |
| La caryocinèse des protistes est incomplète, comme dans certaines cellules des arthropodes. | 357 |

§ V. *Explication des phénomènes caryocinétiques.*

| | |
|---|-----|
| 1° Le cytoplasme ne peut être la cause immédiate et efficiente des figures caryocinétiques | 358 |
| 2° Au début de la caryocinèse, l'eau pénètre abondamment dans la cellule. | 359 |
| 3° Effets de la turgescence qui en résulte; allongement de la cellule et du noyau | 361 |
| 4° La formation du fuseau est due surtout à l'étirement du caryoplasma. | 364 |
| 5° Les asters et les corpuscules polaires se forment sous l'influence du noyau. | 365 |
| 6° Les figures caryocinétiques empruntent leur origine à des causes multiples. | 366 |
| a) Scission de la forme pelotonnée; segmentation transversale et longitudinale des bâtonnets. | 367 |
| b) Déplacements des bâtonnets pendant les diverses phases | 368 |
| c) Reconstitution du boyau nucléinien | 370 |
| d) Achèvement du noyau | 371 |

CHAPITRE II.

La plasmodiérèse cinétique.

| | |
|---|-----------|
| Importance de cette étude | 372 |
| Historique de la plaque cellulaire chez les animaux | 372 à 374 |
| La plasmodiérèse des cellules animales à l'aide d'une plaque est toujours sujette à contestation; conditions qu'il faut réaliser pour fournir la preuve de l'existence de ce mode de division | 375 |

ARTICLE PREMIER.

Formation de la plaque cellulaire.

| | |
|---|-----|
| Plaque fusoriale et plaque cytoplasmatique | 375 |
| I. <i>Formation de la plaque fusoriale.</i> | |
| 1° Cette plaque existe chez les animaux aussi bien que chez les végétaux. | 376 |
| 2° Moment de son apparition | 377 |
| 3° Mécanisme de sa formation | 377 |
| 4° Son achèvement | 378 |
| II. <i>Formation de la plaque cytoplasmatique.</i> | |
| 1° Existence de cette plaque | 378 |
| 2° Son mode de formation | 379 |
| 3° Étendue qu'elle acquiert | 380 |
| 4° Marche qu'elle suit à travers la cellule | 380 |
| 5° Sa constitution | 381 |

ARTICLE SECOND.

Scission du protoplasme. — Destinée de la plaque cellulaire.

| | |
|---|-----------|
| I. <i>La plaque ne se forme pas; les cellules se divisent alors par simple étranglement</i> | 382 |
| II. <i>La plaque se forme, mais elle disparaît sans être utilisée</i> | 383 |
| A. Pendant la formation des cellules multinucléées, à l'instar de ce qui se passe dans le sac embryonnaire des végétaux | |
| 1° La plaque fusoriale disparaît; retour du cytoplasme à l'état de repos : | 384 à 386 |
| a) Passage du fuseau à l'état de cytoplasme ordinaire | 385 |
| b) Disparition des vacuoles, diminution de volume de la cellule | 386 |
| c) Disparition insensible de l'étranglement éventuel | 386 |
| 2° La plaque complétive disparaît également. — La formation des cystes testiculaires est calquée sur celle de l'endosperme. | 387 |
| B. La plaque peut subir le même sort pendant la segmentation binaire | 387 |

| | |
|--|------------|
| III. <i>La plaque est utilisée pour la division; elle se transforme en membrane.</i> | PAGES |
| A. Dans la formation des cystes par voie endogénique, ou division simultanée | 389 |
| B. Dans la segmentation binaire : | |
| 1° Chez les insectes et les arachnides : | |
| a) Segmentation binaire ordinaire, ou exogène | 390 |
| b) Segmentation binaire endogène et successive; formation de certains cystes | 390 et 391 |
| 2° Chez les myriapodes et les crustacés : | |
| Formation des colonies linéaires, par segmentation exogène | 392 |
| Conclusions du second chapitre. | 393 et 394 |
| 1° Division par simple étranglement. | |
| 2° Division par plaque cellulaire seule. | |
| 3° Division par les deux procédés à la fois. | |
| 4° Analogie avec la plasmodiérèse des cellules végétales. | |
| 5° Analogie avec la plasmodiérèse acinétique des cellules graisseuses. | |
| 6° Formation des colonies linéaires. | |
| 7° Deux modes de formation des cystes. | |

TROISIÈME PARTIE.

RAPPORTS ENTRE LES DEUX MODES DE DIVISION.

I. Caryodiérèse.

| | |
|--|-----|
| Il n'y a pas de différence essentielle entre la division cinétique et la division acinétique : | |
| 1° Les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables; aucun ne paraît essentiel | 396 |
| 2° On trouve toutes les transitions entre la caryocinèse la plus complète et la division directe : | |
| A. Dans les végétaux, et | 396 |
| B. Dans les animaux | 397 |
| 3° A son tour, la division directe peut revêtir tous les caractères de la caryocinèse | 399 |
| 4° Les deux procédés ont la même valeur morphologique et physiologique . | 341 |
| <i>But de la caryocinèse.</i> | |
| a) Elle rend plus facilement et plus sûrement la cellule dicentrique . | 402 |
| b) Elle assure le partage de l'élément nucléinien en deux portions égales. | 402 |
| c) Elle rend possible la régénération totale du noyau. | 404 |
| d) Elle enrichit le cytoplasme en plastine | 405 |

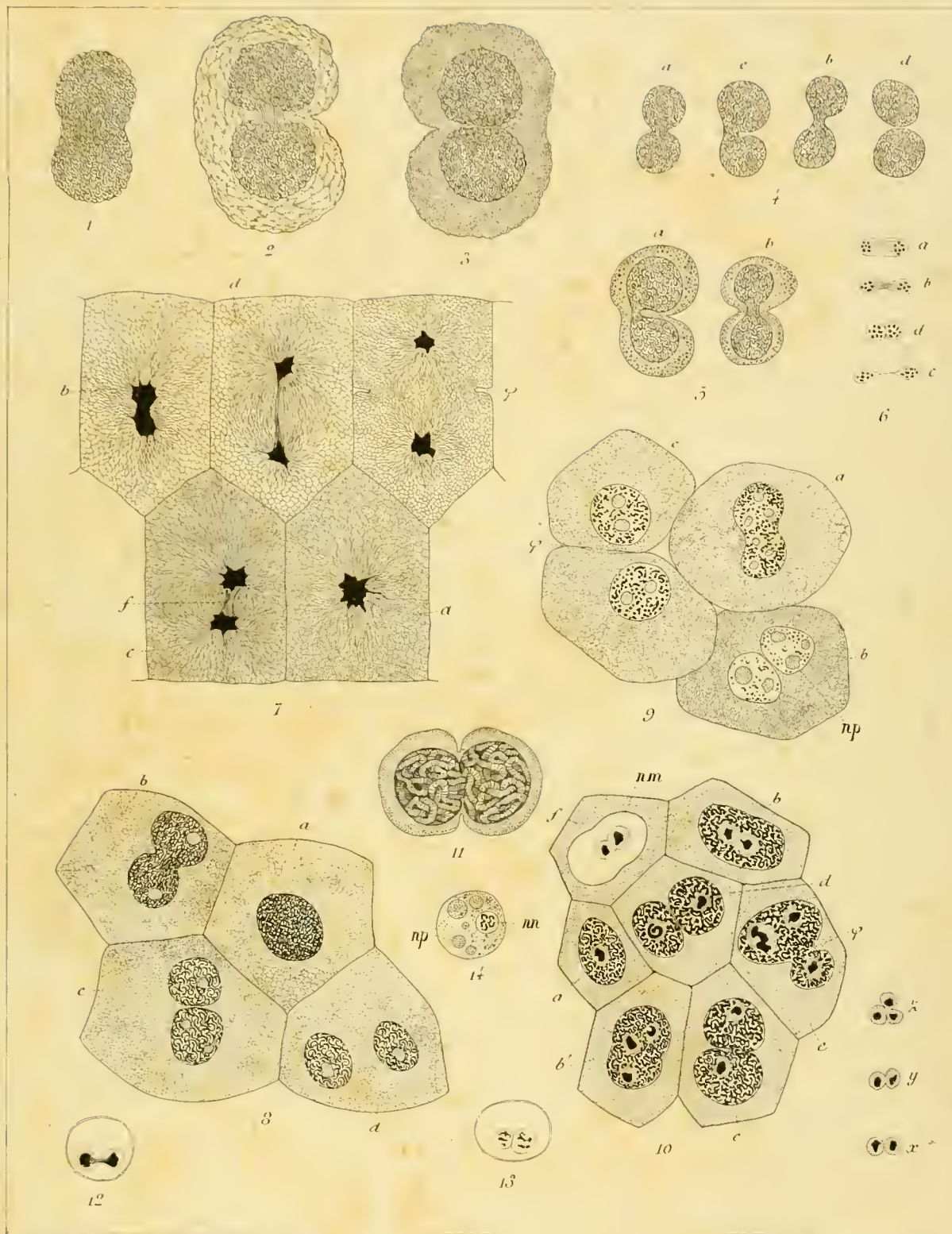
La perfection de la caryocinèse dépend de la réalisation de ces avantages.

II. Plasmodiérèse.

| | |
|---|-----|
| La plasmodiérèse acinétique et la plasmodiérèse cinétique sont identiques . | 407 |
|---|-----|

III. Cytodiérèse.

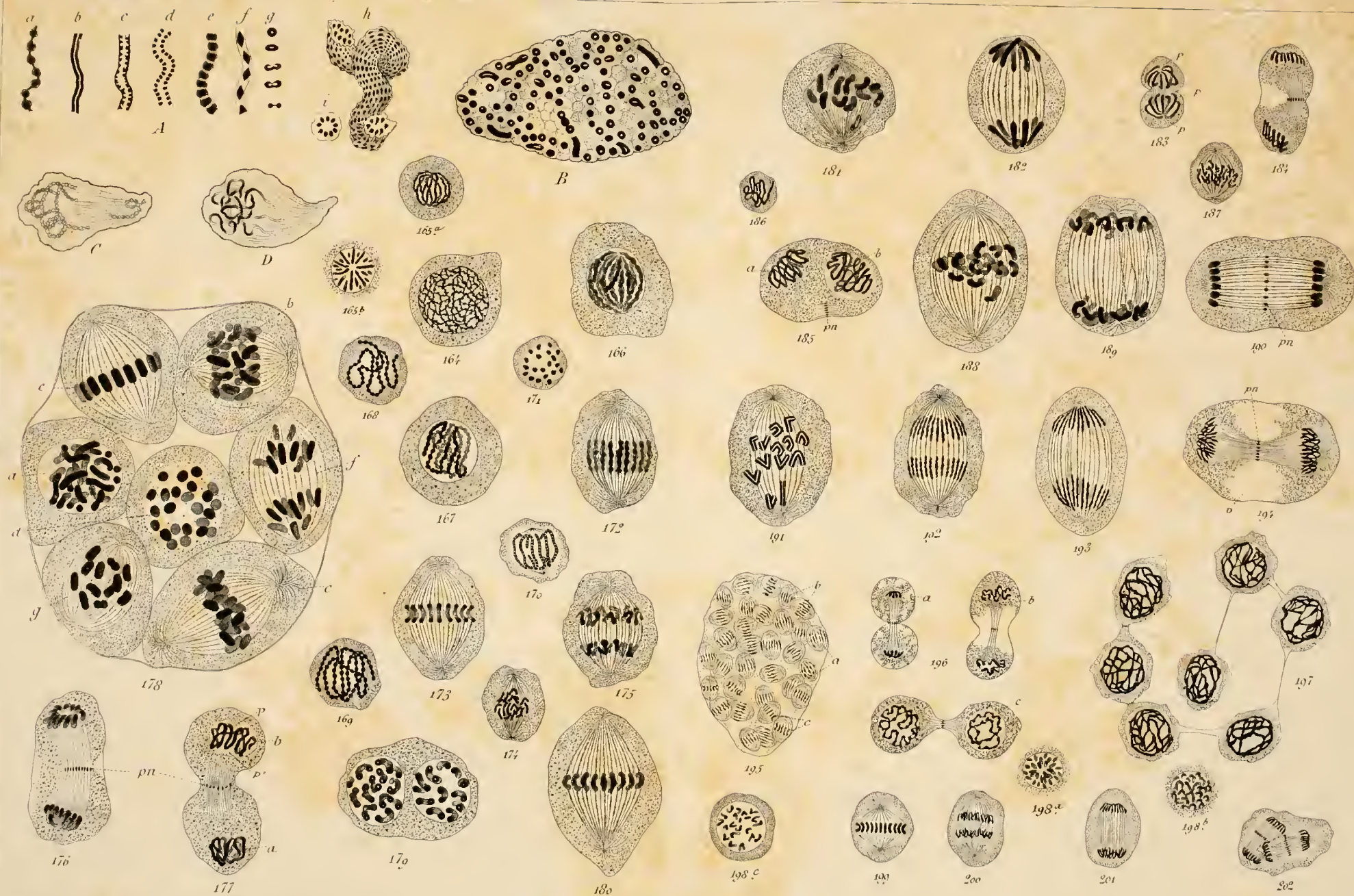
| | |
|--|-----------|
| Elle comprend la caryodiérèse et la plasmodiérèse. | |
| Division directe et indirecte, acinétique et cinétique. — Cinèse et sténose . | 408 |
| Caryocinèse et caryosténose. | 408 |
| Caryocinèse parfaite et imparfaite, totale et partielle; caractères nombreux qui les distinguent | 409 |
| Plasmodiérèse cinétique et acinétique | 410 |
| Explication des Planches | 413 à 432 |
| Bibliographie | 433 à 436 |
| Table alphabétique des groupes et des espèces | 437 à 440 |

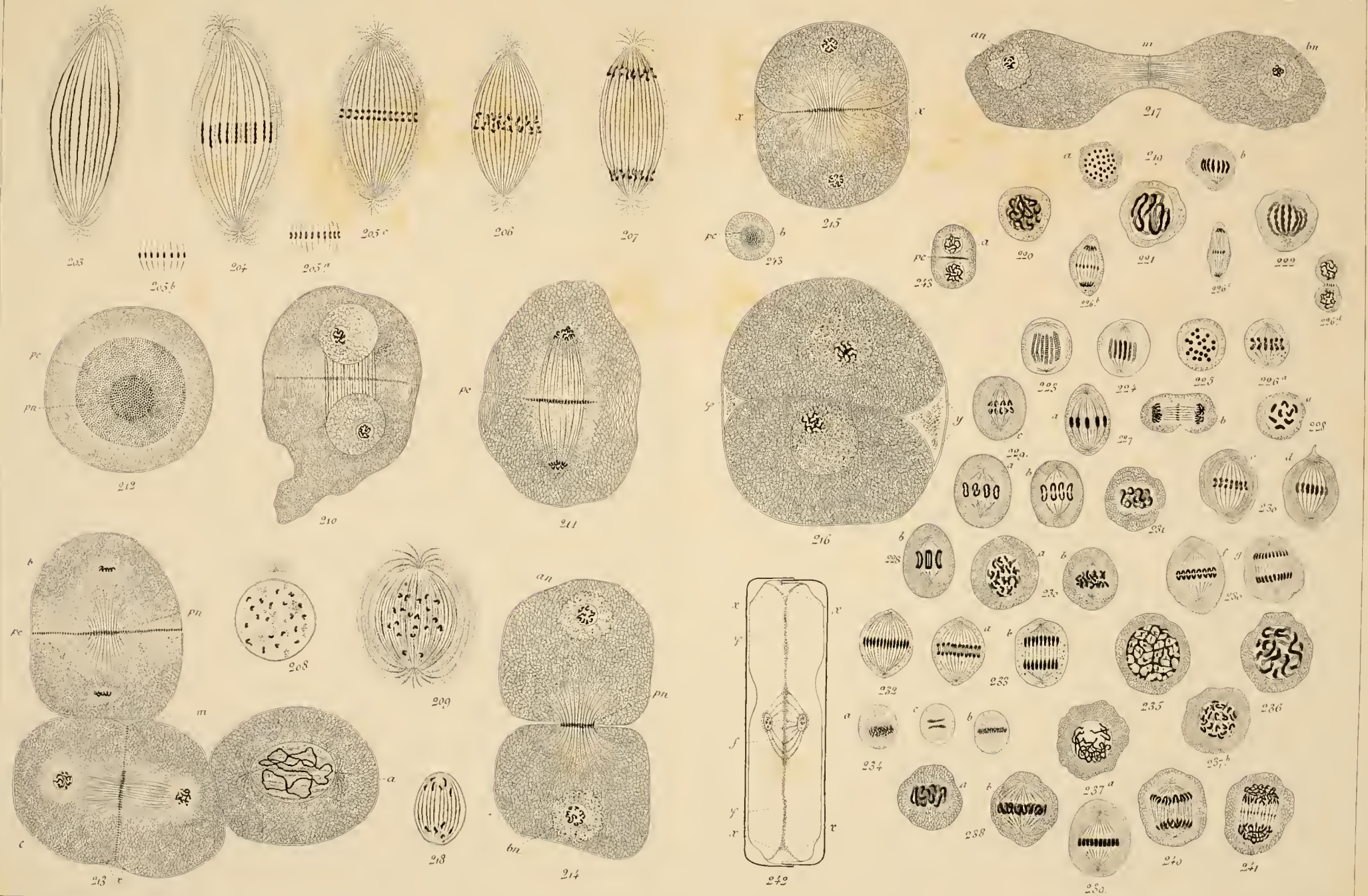














Bacillus - Scolopendria.

Planche VIII.



